PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

37. BAND, 3. HEFT

MIT 86 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 24. OKTOBER 1949)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1949

Planta (Berl.)

Preis DMark 29.60

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der **Kongreßsprachen,** sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 32 20 70

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 24 40.

37. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft

Seite

Roth, Ingrid, Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen. Mit 21 Textabbildungen 299

Flügel, Anna, Die Gesetzmäßigkeiten der endogenen Tagesrhythmik. (Beobachtet an den Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus.*) Mit 26 Textabbildungen 337

Overbeck, Fritz, Ein spätglaziales Profil von Huxfeld bei Bremen. Mit 3 Textabbildungen 376

Rotta, Hans, Untersuchungen über tagesperiodische Vorgänge in Sproß- und Wurzelvegetationspunkten. Mit 13 Textabbildungen 399

Moewus, Franz, Gebundener und freier Wuchsstoff in fleischigen Früchten. Mit 1 Textabbildung 413

Bünning, Erwin, Über quellbare Zellsaftkolloide in Irisblättern. Mit 11 Textabbildungen 431

Engel, Horst, und Max Heimann, Weitere Untersuchungen über periodische Guttation. Mit 11 Textabbildungen 437

Planta, Bd. 37, S. 299—336 (1949).

Aus den Botanischen Staatsanstalten der Ludwig-Maximilians-Universität in München.

ZUR ENTWICKLUNSGESCHICHTE DES BLATTES, MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG VON STIPULAR- UND LIGULARBILDUNGEN*.

Von

INGRID ROTH.

Mit 21 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. Dezember 1948.)

Die Entwicklungsgeschichte des Blattes, insbesondere des Monocotylenblattes, ist bisher derart vernachlässigt worden, daß eine umfassende Bearbeitung des Blattformenproblems als dringende Notwendigkeit erschien. Während das Dicotylenblatt im allgemeinen seinem Aufbau nach — trotz aller Verschiedenheit und Mannigfaltigkeit der Spreitenformen — eine gewisse Einheitlichkeit in Anlage und Differenzierung des Primordiums erkennen läßt, finden sich im Bereich der Monocotylen zahlreiche Blattformen, deren Zustandekommen und morphologische Bewertung erst durch genaues Studium der Entwicklungsgeschichte geklärt werden konnte. Um nur einige Beispiele zu nennen, möchte ich auf die sog. „unifazialen", meist radiären Blattorgane, wie runde Vorläuferspitzen und Rundspreiten, hinweisen oder auf die ebenfalls „unifazialen" Schwertblätter von *Iris* und vielen anderen Monocotylen. Ähnliches trifft auch für die sogenannten Anhangsorgane von Mono- und Dicotylenblättern, wie Ligula und Stipula, zu, deren morphologischer Wert bis heute noch weitgehend ungeklärt war. Um eventuellen Mißverständnissen vorzubeugen, sei an dieser Stelle betont, daß man sich heute im allgemeinen dahin geeinigt hat, bei Dicotylen von Medianstipeln, von Ligulae dagegen bei Monocotylen zu sprechen; die Berechtigung dieser Begriffstrennung wird später eingehend erörtert werden. Ein historischer Überblick, der die Gefahren einer einseitigen Betrachtungsweise dieses Problems aufzeigen würde, kann infolge der Raumbeschränkung nicht gegeben werden; es sei nur soviel bemerkt, daß allein eine gemeinsame Anwendung vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher, anatomischer und histologischer Methoden eine erfolgreiche Lösung der gestellten Fragen versprach.

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

I. Anatomie des Blattstieles medianstipulierter Blätter.

Die morphologische Wertung des Aufbaues von Mono- und Dicotylenblatt gründet sich heute in wesentlichen Punkten auf die Unifazialitätstheorie von TROLL (1939). Für das Zustandekommen der Unifazialität wird eine „kongenitale" Unterdrückung der morphologischen Oberseite des Blattes verantwortlich gemacht, wodurch die Blattränder miteinander verschmelzen. Indem man sich nun die Blattränder verschmolzen vorstellt, muß sich zwangsläufig aus dem offenen Leitbündelbogen des bifazialen Blattes in den unifazialen Teilen ein Bündelkreis bilden, wenn sich die beiden lateralen Bündel bzw. deren Derivate zu einem Ventralmedianus vereingien. Zu solchen „unifazialen" Zonen des Blattes können sich (nach TROLL) außer dem Blattstiel auch die Vorläuferspitze und selbst das ganze Oberblatt entwickeln (siehe TROLL, 1939, Abb. 954, S. 1178). Durch das „Unifazialwerden" des Blattstieles und die damit verbundene Verschmelzung der Blattränder ist auch die Möglichkeit gegeben, daß sowohl die Spreite als auch der Blattgrund in das Randwachstum einbezogen werden, somit Schildblatt und mediane Stipulation entstehen können. Demnach müßte man nun erwarten, daß sämtliche Dicotylenblätter mit medianen bzw. innenständigen Stipeln einen „unifazial", mindestens aber „subunifazial" gebauten Blattstiel besitzen. Daß dies nicht überall der Fall ist, hat bereits TROLL selbst erkannt; er glaubt daher in solchen Fällen, in denen ein „unifazialer" Stielbau nicht gegeben ist, keine Medianstipeln, sondern Ligularbildungen vor sich zu haben! Deshalb spricht er einigen Medianstipeln der Dicotylen, sowie fast allen Ligularbildungen der Monocotylen den Charakter einer echten Medianstipel ab.

Eigene Blattstielquerschnitte direkt oberhalb der Medianstipel haben nun folgendes erkennen lassen: Als „unifazial" könnte man wohl noch die Stiele von *Victoria regia*, *Melianthus major* und *Menyanthes trifoliata* ansprechen, insoferne sich hier eine etwa kreisförmige Leitbündelanordnung findet. Schwieriger wird dagegen schon die Entscheidung bei *Bergenia-*, *Saxifraga-* und *Podophyllum*-Arten. Ein Querschnitt beispielsweise durch den Blattstiel von *Bergenia ligulata* (Fig. 8) — direkt oberhalb der Medianstipel geführt — macht wider Erwarten einen durchaus bifazialen Eindruck. Zwar sind die Leitbündel hier zerstreut angeordnet; der Stiel ist aber auf der Oberseite deutlich abgeflacht und, wenn wir das Blatt im ganzen betrachten, so sehen wir, daß die Stielränder (R-R der Fig. 8) eindeutig in die Spreitenränder übergehen. Fast noch augenfälliger sind die Verhältnisse bei *Bergenia beesiana*; die morphologische Oberseite mit den sie begrenzenden Stielrändern tritt hier noch deutlicher hervor. Dieselbe zerstreute Leitbündelverteilung findet sich aber auch z. B. in Scheiden. Vergleichen wir etwa das Querschnittsbild durch den oberen Teil der Scheide von

Podophyllum peltatum (Fig. 3) mit dem Stielquerschnitt (Fig. 1), so müssen wir feststellen, daß sich die beiden Schnitte in der Bündelanordnung durch nichts unterscheiden. *P. peltatum* besitzt wohlbemerkt neben einer sehr wenig entwickelten Medianstipel ein gut ausgebildetes Schildblatt. Ein ähnliches Querschnittsbild wie *Bergenia ligulata* liefert *Rheum officinale* (Fig. 2). Auch hier treten prägnante Stielränder hervor, die sich kontinuierlich in die Spreitenränder fortsetzen. Schneiden wir ferner den Stiel von *Polygonum cuspidatum* direkt oberhalb der Ochrea (die einer Medianstipel homolog ist), so erhalten

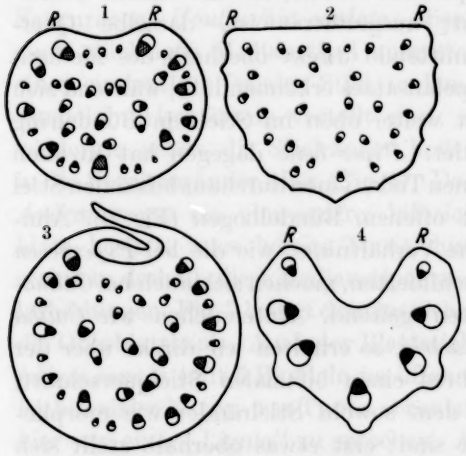


Abb. 1. Schematische Querschnitte: Fig. 1 durch den Stiel von *Podophyllum peltatum*. Fig. 2 durch die Stielbasis von *Rheum officinale*. Fig. 3 durch die Scheide von *Podophyllum peltatum*. Fig. 4 durch den Stiel von *Houttuynia cordata*. R-R die Stielränder 6mal.

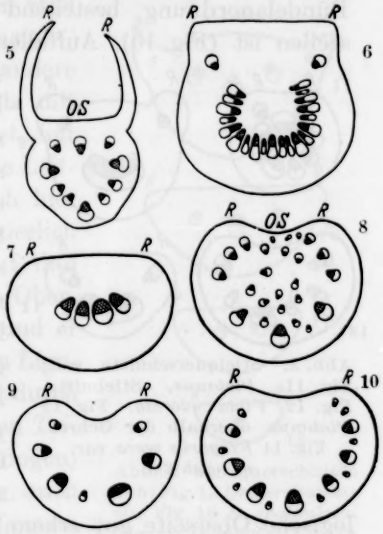


Abb. 2. Querschnitte durch die Stiele von: Fig. 5 *Anemiopsis californica* (Scheidenquerschnitt). Fig. 6 *Coffea arabica*. Fig. 7 *Anacampseros*. Fig. 8 *Bergenia ligulata*. Fig. 9 *Piper betle*. Fig. 10 *Piper geniculatum*.

wir das Querschnittsbild eines deutlich bifazialen Stieles. Die morphologische Oberseite ist hier besonders deutlich ausgeprägt. Statt der zerstreuten Bündelanordnung finden wir sogar einen offenen Bündelbogen. Das große inverse Bündel in der Mitte kommt nicht durch Verschmelzen von Lateralnerven zustande und darf daher keinesfalls mit einem Ventralmedianus verwechselt werden. Die nach Troll's Anschauung zu fordernde unifaziale Zone am Grunde des Blattstiels der *Polygonaceen* konnte aber auch an weiteren Beispielen, wie u. a. bei *Rheum officinale* und *Rh. palmatum*, nicht gefunden werden. Da Troll die bifaciale Natur der *Polygonaceen*-Blattstiele bekannt war, setzte er nämlich theoretisch voraus, daß wenigstens direkt oberhalb der Ochrea ein kurzer unifazialer Stielabschnitt zu finden sein müsse. Sollte sich diese Annahme jedoch nicht bewahrheiten, so würde sich

TROLL genötigt sehen, auch die Ochrea zu den Ligularbildungen zu rechnen. Bei anderen Familien, wie den *Piperaceen*, findet man dagegen gerade umgekehrte Verhältnisse, indem direkt über der Medianstipel der Blattstiel bifazialen Bau aufweist, während er erst weiter oben oder in der Mitte etwa kreisförmige Leitbündelanordnung erfährt. So weist beispielsweise der Stiel von *Piper geniculatum* eine Ventralrinne auf, die auch auf einem Querschnitt gut sichtbar hervortritt; dementsprechend ist es nicht verwunderlich, daß auch hier eine bifaziale Bündelanordnung, bestehend in einem offenen Bündelbogen, festzustellen ist (Fig. 10). Auffallend ist nun wiederum die Tatsache, daß *Peperomia incana*, die mit einem Schildblatt ausgestattet ist, dasselbe Querschnittsbild direkt oberhalb des Medianstipelansatzes erkennen läßt, während sich erst weiter oben im Stiel ein Bündelring bildet. *Piper betle* dagegen hat in allen seinen Teilen einen durchaus bifazialen Stiel mit offenem Bündelbogen (Fig. 9). Ähnliche Verhältnisse, wie die bei *Piperaceen* geschilderten, machen sich auch bei *Caltha*-Arten geltend. Untersuchen wir *Caltha palustris*, so erhalten wir direkt über der Ochrea einen bifazialen Stielquerschnitt, an dem sowohl Stielränder wie morphologische Oberseite gut erkennbar sind; erst etwas oberhalb stellt sich ein Ventralmedianus ein. Ganz ähnlich verhält es sich auch bei *Caltha radicans*. Der Blattstiel von *Caltha leptosepala* weist hingegen in seiner ganzen Länge ein bifaziales Querschnittsbild auf; die Stielränder verlängern sich nämlich direkt in die Spreitenränder. Auf der Ventralseite besitzt *C. leptosepala* allerdings mehrere inverse Bündel. Daß die meisten anderen *Caltha*-Arten mit Schildblättern bifaziale Stielquerschnitte besitzen, in denen die Bündel in offenem Bogen angeordnet sind, ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert und eine Tatsache, auf die schon TROLL gelegentlich der Besprechung der Diplophyllie bei *Caltha* hinweist. Nebenbei sei auch noch auf das Schildblatt von *Asteropyrum peltatum* aufmerksam gemacht, das einen runden Stiel mit offenem Bündelbogen besitzt. Ein ähnliches Phänomen wie bei *Peperomia*, aber noch auffallender, zeigt sich bei *Platanus acerifolius*. Der Stiel oberhalb der Ochrea hat einen bifazialen Querschnitt mit einem Leitbündelbogen (Fig. 13), wobei die Stielränder R-R, die hier gut ausgeprägt sind, auch nach oben zu erhalten bleiben, wenngleich die morphologische Oberseite sich etwas verkleinert. Erst in der Stielmitte treffen wir einen Leitbündelkreis an (Fig. 11), obwohl die morphologische

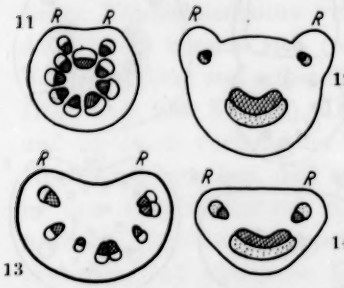


Abb. 3. Stielquerschnitte von: Fig. 11 *Platanus*, Stielmitte. Fig. 12 *Viola odorata*. Fig. 13 *Platanus*, oberhalb der Ochrea. Fig. 14 *Fragaria vesca var. monophylla*.

Oberseite auch hier nicht verschwunden ist. Es dürfte dies ein ähnlicher Fall wie der für *Hibiscus Manihot* von TROLL geschilderte sein (1939, S. 1208 und Abb. 979). Weitere auffälligere Beispiele werden noch mehr davon überzeugen, daß den medianstipulierten Blättern im allgemeinen bifazial gebaute Stiele zukommen. So finden wir bei *Anemiopsis californica* zwar im Blattstiel einen Bündelring vor; allein, wir würden hier zu Unrecht auf eine echte „unifaziale" Bündelanordnung schließen. Denn bereits in der Scheide erscheint hier derselbe Bündelring (Fig. 5), der sich also kontinuierlich in den Stiel hinein fortsetzt und so nur eine „unifaziale" Bündelanordnung vortäuscht! Eine andere Saururacee, *Houttuynia cordata*, ebenfalls mit einer mächtigen Medianstipel ausgestattet, hat einen eindeutig bifazialen Stiel, in dem die Leitbündel hufeisenförmig verteilt sind; auch hier wiederum gehen die Stielränder kontinuierlich in die Spreitenränder über (Fig. 4). Darauf, daß *Anacampseros* ein einwandfrei bifaziales Oberblatt besitzt, wies bereits TROLL hin, und er rechnete deshalb diese Medianstipel zu den Ligularbildungen. Fig. 7 bringt den Querschnitt durch die Oberblattbasis. Auch der Blattstiel von *Trifolium repens* (mit 5 Bündeln im offenen Bogen) ist bifazialer Natur, was TROLL veranlaßte, auch hier von einer „Ligula" zu sprechen. Auf einem Querschnitt durch den Stiel von *Potentilla anserina* erscheinen ebenfalls drei Leitbündel in bifazialer Anordnung. Hierzu vergleiche man den Querschnitt von *Fragaria vesca* (Fig. 14), bei der dieselben Verhältnisse vorliegen. Ferner besitzen alle von mir untersuchten *Drosera*-Arten mit Medianstipeln einen vollkommen bifazialen Blattstiel: Als erste sei *Drosera dichotoma* angeführt, die im Stielquerschnitt 5 Leitbündel in offenem Bogen angeordnet aufweist; auch die morphologische Oberseite ist hier deutlich ausgeprägt. *D. capensis* ist ebenfalls mit 5 Bündeln ausgestattet, 3 großen nebst 2 kleineren randlichen (Fig. 15). Bei *D. spathulata* ist die Bündelzahl auf 3 reduziert (Fig. 16), während *D. binata* (Fig. 17) nur mit 2 Bündeln versehen ist. *D. pygmaea*, bei der die Reduktion der Leitbündelzahl noch weiter fortgeschritten ist, besitzt nur ein einziges Stielbündel, was wohl mit der feinen Struktur des Stielbaues in Zusammenhang zu bringen ist (Fig. 18); für *D. pygmaea* wäre zugleich noch zu betonen, daß sie außer der Medianstipel auch ein wohlausgebildetes Schildblatt besitzt. Hier schließen sich auch noch einige Beispiele für innenständige Stipeln an.

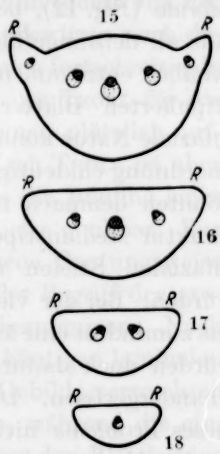


Abb. 4. Stielquerschnitte von: Fig. 15 *Drosera capensis*. Fig. 16 *D. spathulata*. Fig. 17 *D. binata*. Fig. 18 *D. pygmaea*, 6mal.

Der Querschnitt durch den Blattstiel von *Coffea arabica* ist in Fig. 6 wiederum schematisch dargestellt. Wir finden also auch hier einen hufeisenförmigen Bündelbogen, obwohl wir im Sinne von TROLLS Unifazialitätstheorie eine kreisförmige Leitbündelverteilung erwarten müßten. Auch die morphologische Oberseite und die sie begrenzenden Stielränder, die wiederum in die Spreitenränder übergehen, sind auf dem Querschnitt deutlich erkennbar. Niemand wird auch die Bifazialität des Blattstieles von *Fragaria vesca* var. *monophylla* (Fig. 14) und *Viola odorata* (Fig. 12), beide mit innenständigen Stipeln, bestreiten wollen! Aus all den angeführten Beispielen, die den verschiedensten Pflanzenfamilien entnommen sind, können wir ersehen, daß die meisten medianstipulierten Blätter keine sog. „unifazialen" Stiele besitzen. Ihre bifaziale Natur konnte in den meisten Fällen auf Grund der Leitbündelanordnung eindeutig bewiesen werden. Mit TROLLS Unifazialitätstheorie könnten demnach nur wenigen Pflanzen mit „unifazialer" Blattstielstruktur Medianstipeln zugeschrieben werden, während alle andern mit bifazialen Stielen im Sinne TROLLS nur Ligularbildungen besitzen würden. Bei der vielfach völligen Übereinstimmung im Aussehen wäre das zumindest eine äußerst künstliche, mehr als einseitige Klassifizierung, würden doch dadurch Familien, ja selbst Gattungen und Arten auseinandergerissen. Die Gefäßbündelverteilung kann daher zur Lösung dieses Problems nicht herangezogen werden; richtet sich doch, wie wir gesehen haben, die Leitbündelverteilung im wesentlichen nach den physiologischen Bedürfnissen des Blattes. Jeweils die gestaltliche Ausbildung und innere Differenzierung des Stieles entscheidet, ob mehr oder weniger Bündel angelegt werden, so daß eine allgemein morphologische Regel — im Sinne der Unifazialitätstheorie — daraus auf keinen Fall abgeleitet werden kann. Vertritt ja selbst TROLL (1928) dieselbe Auffassung, wenn er schreibt (S. 223): „Die Nervatur ist etwas Sekundäres und kann deshalb für die Begründung morphologischer Ableitungen nicht verwendet werden."

II. Entwicklungsgeschichte von Dicotylen- und Monocotylenblättern.

Die Ansicht SCHLEIDENS, man habe sich stets um Namen und künstliche Konstruktionen zur Deutung von Ligular- und Stipularbildungen bemüht, ohne auf „Natur und Ursprung" dieser Bildungen einzugehen, das heißt, ohne die Entwicklungsgeschichte als wichtigstes Beweismittel heranzuziehen, hat für uns bis zum heutigen Tage noch vollkommene Gültigkeit. Nachdem wir im vorigen Kapitel feststellen konnten, daß die meisten medianstipulierten Dicotylenblätter bifaziale Stiele besitzen, steht der Annahme, daß es sich auch bei der Ligula der Monocotylen um eine Stipularbildung handle, nichts mehr im Wege. Finden sich doch auch bei Monocotylen seitliche Nebenblätter, die

denen der Dicotylen morphologisch vollkommen gleichwertig sind (siehe GLÜCK, 1901 und 1919; ORTH, 1942 und 1943; TROLL, 1939 u. a.). Medianstipel wie Ligula (der Autoren) sind außerdem örtlich an einen bestimmten Teil des Blattes gebunden, indem sie sich immer nur an der Grenze zwischen Ober- und Unterblatt finden und zwar beide nur aus dem Unterblatte hervorgehen können, was ihre Entwicklungsgeschichte beweist. Greift also die Stipularbildung von den oberen Rändern des Unterblattes auf die Blattoberseite über, so können wir von einer Medianstipel reden; diese unterscheidet sich in nichts von der „Ligula". Bei der Entstehung der Medianstipel ist allerdings noch die Frage zu klären, ob es sich um eine allmähliche nach innen fortschreitende Verwachsung von seitlichen Stipeln handelt — wie dies TROLL für die Mehrzahl der Medianstipeln annimmt — oder um einen plötzlich auftretenden „Transversalwulst" im Sinne TRÉCULS. Nach TROLL ist aber sowohl die Verschmelzung von seitlichen Stipeln wie die Bildung eines Transversalwulstes nur bei Unifazialität des Blattstieles denkbar. Zur Erklärung der Ligularbildungen mußte daher eine neue Deutungsweise herangezogen werden; es wurde deshalb von TROLL der Begriff der „zusammengesetzten Ligula" der älteren Literatur übernommen. Nach dieser Anschauung sollen laterale Stipeln mit einem häutigen laminalen Auswuchs der Blattoberseite zu einem einheitlichen Gebilde verwachsen können und so die zusammengesetzte Ligula bilden, während die einfache Ligula lediglich aus einer häutigen Wucherung der Blattlamina bestehen sollte. Bei dieser Deutungsweise macht vor allem der Gedanke Schwierigkeiten, wie man sich einen laminalen Auswuchs mit Ausgliederungen des Unterblattes verwachsen vorzustellen habe und ob dadurch die große Einheitlichkeit der Ligularbildungen zu erklären wäre. Als einziger Familie unter den Monocotylen spricht TROLL den Araceen echte Medianstipeln zu, da sie „unifaziale" Stiele — im Sinne TROLLS — und sogar Schildblätter besitzen können; ich erwähne dieses Beispiel besonders, da es sich im folgenden Abschnitt herausstellen wird, daß gerade hier die Entwicklungsgeschichte das Gegenteil beweist.

a) Vergleichende Betrachtung des medianstipulierten Dicotylenblattes.

Ich sammelte zunächst auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage ein reichliches Tatsachenmaterial, das sich sodann auf Grund besonderer Entwicklungsformen übersichtlich in verschiedene Typen einordnen ließ.

1. Droseraceen-Typ. Eine Verschmelzung seitlicher Nebenblätter ist tatsächlich bei *Drosera*-Arten realisiert. Bereits am Blattprimordium erscheint rechts und links je ein Höcker, die Anlage der seitlichen Nebenblätter (Fig. 19). In diesem Stadium ist rein präparativ von einem Ventralwulst noch nichts zu bemerken. Erst an den nächst älteren Stadien sehen wir eine ventrale Zone, die die beiden Höcker verbindet,

sich fortschreitend nach der Mitte zu emporwölben. Indem nun diese Zone zugleich mit den seitlichen Höckern emporwächst, erhalten wir eine einheitliche Medianstipel, an der allerdings noch die proleptische Entwicklung der seitlichen Partien zu erkennen ist (s. auch E. BERGDOLT, 1935). Die geschilderte Entwicklungsweise konnte ich bei *Drosera pygmaea*, *D. dichotoma*, *D. spathulata*, *D. binata* und *D. capensis* beobachten. Wir müßten demnach mit TROLL erwarten, daß alle medianstipulierten Droseraceen unifaziale Stiele besitzen; daß aber gerade bei diesen Arten ein bifazialer Stiel vorliegt, konnte schon im vorigen Kapitel an Hand von Querschnitten veranschaulicht werden (s. Fig. 15—18). Demnach kann die Verschmelzung seitlicher Stipeln mit einem „Unifazialwerden" des Stieles in diesen Fällen nicht ursächlich zusammenhängen; es ist dies vielmehr mit der Tatsache in Zusammenhang zu bringen, daß die Histogenese des Blattes ganz allgemein auf der adaxialen Seite später zum Abschluß kommt als auf der Dorsalseite und an den Flanken. Besonders bemerkenswert erscheint mir auch in diesem Rahmen die Feststellung, daß bei *Drosera pygmaea* sogar ein Schildblatt vorliegt. Ein zweites zu dieser Typengruppe gehöriges Beispiel ist *Platanus acerifolius*, dessen Blattentwicklung auf ganz ähnliche Weise wie bei *Drosera* vor sich geht. Hat das Oberblatt bereits zwei Höcker abgegliedert, die Anlagen der Fiedern, so erkennen wir die Stipeln immer noch als zwei getrennte Primordien (Fig. 26). Auch hierbei bildet sich dann der verbindende Querwulst und, indem der ganze so gebildete Stipularrand hochwächst, entsteht die Ochrea. Oberhalb der Ochrea weist der Blattstiel von *Platanus* einen offenen Bündelbogen auf, der sich erst in der Stielmitte in einen Bündelring umwandelt. Ferner sind hier die Nymphaeaceen anzuführen und unter ihnen vor allem *Victoria (regia* und *cruciana)*. Fig. 24 stellt ein Stadium dar, bei dem die Verschmelzung der seitlichen Nebenblätter gerade im Gange ist; man erkennt bereits einen einheitlichen Wulst, der die beiden Stipeln verbindet. *Coffea arabica* schließt sich ebenfalls an diesen Typus an. Daß auch hier der Stielbau ein bifazialer ist, wurde im anatomischen Teil bereits besprochen. Wiederum ist das Oberblatt deutlich bifazial und auf der Ventralseite abgeflacht. Vor Anlegung eines Ventral- oder Transversalwulstes nehmen wir ebenfalls eine Bevorzugung der lateralen Partien wahr, die weiterhin auch erhalten bleibt, während das Wachstum des verbindenden Mittelstückes bald zum Stillstand kommt, wodurch die „innenständigen" Stipeln entstehen.

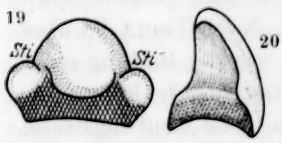


Abb. 5. Fig. 19 *Drosera spathulata*. Fig. 20 *Anacampseros*. Junge Blattanlagen. Sti Stipeln. Fig. 19, 75mal. Fig. 20, 30mal.

Einen Übergang zur nächsten Typengruppe bildet *Melianthus major*. Das Primordium von *Melianthus* hat zunächst eine kegelförmige Gestalt

(Fig. 34). Von einer Bevorzugung lateraler Stipularanlagen kann aber hier nicht die Rede sein. Die Wulstbildung greift nämlich gleichmäßig von den beiden Rändern auf die Ventralseite des Blattes über (Fig. 27), wenn die Blattfiedern bereits angelegt sind. Bei einem weiter fortgeschrittenem Stadium bemerkt man erst eine bevorzugte Entwicklung

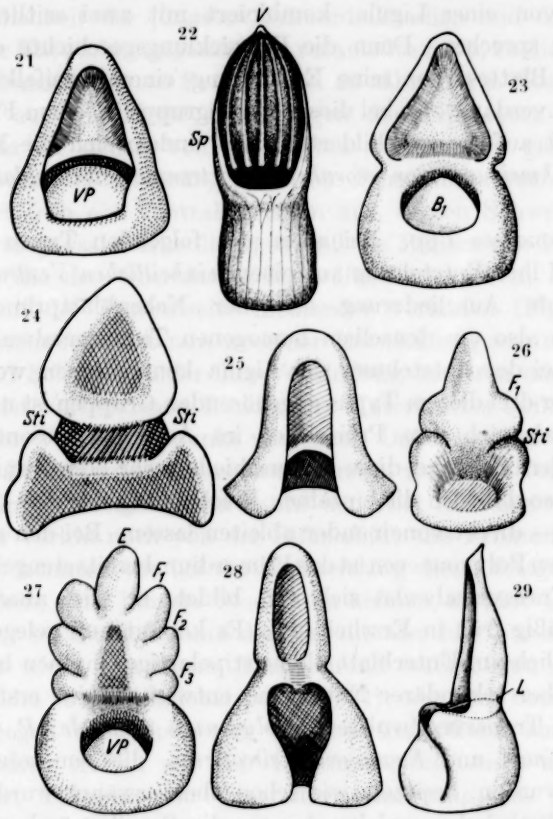


Abb. 6. Verschiedene Blattentwicklungsstadien von: Fig. 21 *Houttuynia cordata* (B_2). Fig. 22 junges Blatt von *Veratrum*. Fig. 23 ältere Blattanlage von *Houttuynia* (B_3). Fig. 24 *Victoria regia*. Fig. 25 und 28 zwei aufeinanderfolgende junge Blattanlagen von *Anemiopsis californica*. Fig. 26 *Platanus acerifolius*. Fig. 27 *Melianthus major*. Fig. 29 *Bambusa polymorpha*. *B* Blatt, *L* Ligula, *F* Fiederanlagen, *E* Endfieder, *V* Vorläuferspitze, *Sp* Spreite, *VP* Vegetationspunkt. Fig. 23, 26, 27. 45mal. Fig. 21, 24, 60mal. Fig. 25, 30mal. Fig. 28, 24mal. Fig. 22, verkleinert. Fig. 29, 12mal.

der beiden randlichen Partien, wodurch die später zweizipflige Gestalt der Medianstipel zu erklären ist. Diese Entwicklungsart steht schon der nächsten Typengruppe insoferne nahe, als von einer primären Entstehung seitlicher Nebenblattanlagen hier nichts mehr zu erkennen ist. *Melianthus* kann trotzdem noch als Vertreter dieser Gruppe gerechnet werden, da die Bildung des Transversalwulstes, aus dem die Medianstipel sich entwickelt, erst allmählich von den Seiten her nach der Mitte hin

fortschreitet. *Victoria* und *Melianthus* haben im Stiel etwa kreisförmige Verteilung der Leitbündel. Trotzdem liegt den entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen zufolge kein Grund vor, etwa *Victoria* vom *Drosera*-Typ zu trennen und im einen Falle — nur auf Grund der Leitbündelverteilung im Stiel — von einer echten Medianstipel, im anderen Falle aber von einer Ligula, kombiniert mit zwei seitlichen Nebenblättern, zu sprechen. Denn die Entwicklungsgeschichte des medianstipulierten Blattes, das seine Entstehung einem zweifellos bifazialen Primordium verdankt, ist bei dieser Typengruppe in jedem Falle dieselbe und verläuft auf die geschilderte Weise, indem sich die Medianstipel *durch Verschmelzung von vornherein getrennter Nebenblattprimordien* bildet.

2. *Polygonaceen-Typ.* Bei allen nun folgenden Typen nimmt die Medianstipel ihre Entstehung aus einem *einheitlichen Ventralwulst* ohne vorausgehende Ausgliederung seitlicher Nebenblattprimordien. Es handelt sich also um denselben homogenen Transversalwulst, wie wir ihn später bei der Entstehung der Ligula kennenlernen werden. Eine Trennung der drei diesem Typus angehörenden Gruppen ist nur insoferne berechtigt, als sich ihre Primordien im Aussehen wesentlich unterscheiden; allerdings sind diese Unterschiede mehr oder weniger quantitativer Art, so daß sich die einzelnen Erscheinungsformen — in linearer Anordnung — direkt voneinander ableiten lassen. Bei den zunächst zu besprechenden Polygonaceen ist das Primordium bereits stengelumfassend, wenn der Transversalwulst sich erst bildet; er tritt aber auch hier verhältnismäßig früh in Erscheinung. Es kommt nun gelegentlich vor, daß sich seitlich am Unterblatt kleine stipelartige Öhrchen bilden; diese sind dann aber sekundärer Natur und entwickeln sich erst *nach* Entstehung des Transversalwulstes. *Polygonum orientale*, *P. cuspidatum*, *Rheum officinale* und *Fagopyrum silvaticum*, die von mir daraufhin untersucht wurden, besitzen, wie schon oben erwähnt wurde, bifaziale Stiele; die Stielränder, welche oben in die Spreitenränder übergehen, lassen sich in ihrem ganzen Verlaufe deutlich verfolgen. Die von TROLL geforderte unifaziale Zone an der Stielbasis ist nirgends zu finden. An diesen Entwicklungstyp läßt sich auch noch *Anacampseros* anschließen. Wir haben es hier wieder mit einer Medianstipel, nicht mit einer Ochrea, wie bei den Polygonaceen, zu tun. Sie wird ebenfalls als homogener Ventralwulst angelegt, ohne Bevorzugung randlicher Partien (Fig. 20).

3. *Piperaceen-Typ.* Ein wesentlicher Unterschied des *Piperaceen*-Entwicklungstyps zur vorigen Gruppe besteht nur darin, daß hier ein stark ausgeprägtes Ventralmeristem tätig ist, das das ganze, anfänglich etwa kapuzenförmig gestaltete Primordium von vornherein sehr massiv werden läßt; trotzdem ist die Bifazialität des Gesamtorgans deutlich

zu erkennen, indem die Primordialränder plastisch hervortreten. Die Tätigkeit des Ventralmeristems erstreckt sich zunächst hauptsächlich auf den Ventralwulst und in geringerem Maße auf das Oberblatt. Zu dieser Typengruppe gehören: *Piper betle*, *Peperomia incana*, *Piper megalophyllum*, *Piper geniculatum* und andere *Piper*-Arten. Die auffallende Ähnlichkeit der jüngsten Primordialstadien und die Übereinstimmung der Entwicklungsgeschichte veranlaßte mich, zu diesem Typus auch die medianstipulierten Saururaceen zu zählen. Aus diesem Grunde wurde auch auf gesonderte Abbildungen der Piperaceen-Primordien verzichtet, da sie denen von *Houttuynia* vollkommen gleichen. Das zunächst wieder kapuzenförmig gestaltete Primordium von *Houttuynia cordata* bildet früh ein Ventralmeristem aus, dessen Schwerpunkt auf Höhe des Transversalwulstes liegt, so daß die Ränder des Unterblattes einerseits in die des Oberblattes fortlaufend übergehen, andererseits aber auch auf der Ventralseite ineinander verlaufen (Fig. 21). Das Ventralmeristem schreitet nun in seiner Entwicklung so weit fort, daß Spreiten- und Scheidenränder ihre Verbindung verlieren und die durch den Querwulst verbundenen Ränder des Unterblattes schließlich kontinuierlich den Vegetationspunkt umgeben. Dabei hat das junge Blatt merklich an Dicke zugenommen, besonders im mittleren Teile, aus dem sich später durch Streckungswachstum der Stiel differenziert (Fig. 23). Während wir vorhin noch von der Bifazialität des Primordiums überzeugt waren, könnten wir bei der Betrachtung dieses fortgeschrittenen Stadiums allein, ohne jüngere Stadien zu kennen, an eine „kongenitale Unifazialität" im Sinne Trolls denken, die also hier nur nachträglich vorgetäuscht wird. Der obere Scheidenrand wächst nun gleichmäßig hoch und bildet so die Medianstipel (Fig. 31); aus dem oberen Teil der Kapuze dagegen entwickelt sich die Lamina. Ganz ähnliche Entwicklungsstadien treffen wir bei *Anemiopsis californica* an (Fig. 25). Auch hier ist frühzeitig ein Ventralmeristem tätig, das gleiche, das später für das Dickenwachstum des Stieles verantwortlich wird; wir erkennen in diesem Stadium dann nichts mehr von einem direkten Übergehen der Scheiden- in die Stiel- und Spreitenränder (Fig. 28). Nachdem wir also die Entwicklungsgeschichte dieser medianstipulierten Blätter kennen, nimmt es uns weiter nicht wunder, wenn ihre Stiele bifaziale Struktur und demnach Leitbündelverteilung im offenen Bogen aufweisen.

4. Caltha-Typ. Von dem vorhergehenden unterscheidet sich dieser Typ hauptsächlich dadurch, daß das Ventralmeristem noch früher in Erscheinung tritt, das Oberblatt also von vornherein noch massigere Gestalt hat und nahezu rundliche Formen annehmen kann. Die Tatsache aber, daß es von dem vorigen Typ, wie unten zu zeigen sein wird, leicht abgeleitet werden kann, beweist schon allein die Bifazialität

dieser Organe. Auch hatten wir schon bei Besprechung der Anatomie der Blattstiele Gelegenheit, auf die bifaziale Verteilung der Leitbündel im Stiel hinzuweisen. Vielmehr noch aber als das beweist die Bifazialität dieser Blätter der Umstand, daß sich das massive Oberblatt später abplattet und die bifaziale Spreite bildet, die ohne Unterbrechung, d. h. ohne Einschiebung einer „unifazialen" Zone sich direkt mit ihren Rändern in die Blattstielränder fortsetzt; auch an der Stielbasis, direkt oberhalb der Medianstipel, ist kein Übergang in eine „unifaziale" Zone zu erkennen. Diesem Entwicklungstyp gehören wiederum Vertreter verschiedener Familien an, insbesondere aus den *Polycarpicae* und *Rosales*. Ich rechne zu diesem Blatt-Typ *Caltha palustris* (Fig. 47), *C. radicans*, *C. leptosepala*, ferner *Menyanthes trifoliata*, *Saxifraga crassifolia*, *Bergenia ligulata*, *Potentilla anserina* (Fig. 30) und die mit „innenständigen" Stipeln ausgestattete *Fragaria vesca*. Die Figuren zeigen deutlich, wie die Scheidenränder direkt ineinander übergehen. Auch bei *Fragaria vesca* tritt zunächst ein einheitlicher Ventralwulst auf, an dem sich erst nachträglich (postgenital) die seitlichen Partien bevorzugt entwickeln, wodurch „innenständige" Stipeln zu entstehen scheinen. Ein ähnlicher Fall wird uns unter den Monocotylen bei *Hydrocharis morsus ranae* wieder begegnen. Das Beispiel von *Potentilla* zeigt ferner, wie sich aus dem massigen Oberblatt, das in statu nascendi „unifaziale" Strukturen aufzuweisen scheint, die Fiedern seitlich als Höcker in basipetaler Folge abgliedern und somit seine bifaziale Natur deutlich beweisen. Daß hiermit die Beispiele für medianstipulierte Blätter nicht erschöpft sind und sich dementsprechend die einzelnen Typengruppen noch beliebig erweitern ließen, ist selbstverständlich. Einen interessanten Blatt-Typ der Dicotylen stellen auch noch die *Magnoliaceen* dar; da sie jedoch — wie später zu zeigen sein wird —, keine echten Medianstipeln besitzen und ihre Blattentwicklung sehr viel Ähnlichkeit mit der der Araceen aufweist, mögen sie dort noch anhangsweise besprochen werden (s. S. 315).

b) Vergleichende Betrachtung des eligulaten und des ligulaten Monocotylenblattes.

Von der Kenntnis der einzelnen Entwicklungstypen der medianstipulierten Dicotylenblätter ausgehend führte nun ein direkter Weg zum Verständnis der ligulierten Blattformen von Monocotylen. Um die ligulierten Blattentwicklungstypen der Monococtylen leichter verstehen zu können, gehen wir zunächst von einfacheren Blattformen aus, die keine Ligula besitzen. Denn es hat sich gezeigt, daß die Monocotylen-Primordien im allgemeinen eine wesentlich andere Gestaltungsart aufweisen als die meisten der Dicotylenblätter. Dies ist teilweise mit den Lageverhältnissen in der Knospe und mit dem Umstande, daß die

Blätter mehr oder weniger stengelumfassend sind, in Zusammenhang zu bringen, zum größten Teile aber mit der späteren Ausgestaltung, nämlich der starken Entwicklung der Scheide und der im Gefolge von häufiger Stiellosigkeit sich bildenden bandartigen Endform des Gesamtorgans, zu verbinden. Von diesem allen Monocotylen-Primordien letzten Endes zugrunde liegenden Typus aus lassen sich alle anderen abweichenden Formen direkt erschließen.

1. Amaryllidaceen- und Liliaceen-Typus. Die einfachste Blattform, nämlich der „Zungen-Typus" des Primordiums, herrscht bei den Amaryllidaceen vor. Das Primordium wird am V.P.[1] als Ringwall angelegt, jedoch ist die mittlere Partie, die später das Oberblatt bildet, etwas im Wachstum bevorzugt. Das Oberblatt wächst auf Rücken- und Bauchseite ganz gleichmäßig und geht kontinuierlich in die Scheide über, wodurch die zungenartige Form des Primordiums zustande kommt. Beim Liliaceen- oder Kapuzentypus des Primordiums neigt sich die Blattanlage auf Grund hyponastischen Wachstums von Anfang an etwas über den V.P. und, da das Längenwachstum auf der Rückenseite weiterhin verstärkt ist gegenüber der Bauchseite, nimmt sie kapuzenförmige Gestalt an. Das Primordium umschließt meist so vollständig den V.P., wie dies z. B. bei *Veratrum* der Fall ist, daß nur noch ein kleiner Schlitz übrig bleibt, der von den Primordialrändern begrenzt wird (Fig. 32). Indem sich nun die Primordialränder durch eine interkalare Wachstumszone in der Längsrichtung strecken und sich so die Öffnung erweitert, wird die Spreite deutlich erkennbar (Fig. 22). Der basale Teil des Kapuzenblattes dagegen liefert die Scheide, wobei man im Primordialstadium meist noch keine genauere Grenze zwischen Ober- und Unterblatt festlegen kann (Fig. 22).

2. Gramineen-Typus. An die eligulaten Formen des Kapuzentyps lassen sich ohne weiteres Typen anschließen, deren Primordien ebenfalls einfach kapuzenförmig gestaltet sind (z. B. *Bambusa polymorpha*), bei denen sich aber im Laufe ihrer Entwicklung dann an der Grenze von Ober- und Unterblatt eine Einbuchtung bildet, die die Trennung des Primordiums in Spreite und Scheide andeutet. An dieser Stelle differenziert sich nun im folgenden ein Wulst auf der Ventralseite heraus, der der Ligula den Ursprung gibt (Fig. 29); der Wulst bildet sich hier verhältnismäßig spät, im Vergleich mit den medianstipulierten Dicotylenblättern. Die Blätter können aber noch viel einfacher gebaut sein, so daß eine äußerliche Trennung zwischen Ober- und Unterblatt erst bei Entstehung der Ligula sichtbar wird. Zu dieser Gruppe gehören hauptsächlich Gramineen, ligulate Cyperaceen und *Juncus radicans*. Der Ligularwulst entsteht ebenso gleichmäßig wie bei den meisten

[1] V.P. wird fernerhin ständig die Abkürzung für Vegetationspunkt sein.

Dicotylen, und von einer Verschmelzung seitlicher Stipeln kann nicht die Rede sein.

3. Potamogeton-Typ. Wegen der auffallenden Ähnlichkeit dieses Blatt-Typs mit dem Polygonaceen-Typus möchte ich diesen Typ zu einer eigenen Gruppe erheben. Die Entwicklungsgeschichte ist in allem vergleichbar der der Polygonaceen, weshalb man die dortigen Abbildungen vergleiche. Hierzu gehören vor allem *Helobiae: Potamogeton*-Arten, *Scheuchzeria palustris*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Hydromystria*-Arten und *Limnobium Boscii*. Bei *Hydrocharis* ist erst sekundär ein bevorzugtes Wachstum der lateralen Partien des Ligularwulstes zu beobachten, wodurch die „innenständigen" Stipeln gebildet werden, welcher Vorgang uns bereits von *Fragaria* her unter den Dicotylen bekannt ist.

4. Araceen-Typus. Um diesen Typus, wohl einen der interessantesten unter den Monocotylen, genauer erläutern zu können, muß ich zunächst einige Beispiele anführen, die sich den vorangegangenen Typen enger anschließen. Denn bei den Araceen finden wir im allgemeinen höher differenzierte Blattformen, die im ausgewachsenen Zustand in Spreite, Stiel und Scheide gegliedert sind. Trotzdem lassen sich diese höher entwickelten Formen zwangsläufig aus den einfacheren ableiten durch verschiedene Übergänge, wie wir sie etwa in den Primordialtypen von *Pothos macrophyllus*, *Hedychium*- und *Phrynium*-Arten vor uns haben. Das Primordium von *Pothos macrophyllus* ist ein einfaches Kapuzenblatt, das sich — als einzige Differenzierung — an der Grenze von Ober- und Unterblatt einschnürt (Fig. 37). An diese eligulate Form schließt sich ohne weiteres *Hedychium coronarium*, desgleichen auch *Phrynium* an. Wir gehen wieder von dem uns bereits bekannten Kapuzenprimordium aus und lassen seine Ränder sich übereinander schlagen; dabei nehmen wir schon wahr, daß der „Schlitz" der Kapuze eine schwache Krümmung vorgenommen hat, etwa in Form einer S-Linie (Fig. 36). In der Mitte dieser S-Linie erfolgt nun die Trennung zwischen Ober- und Unterblatt durch eine Einbuchtung, wobei Scheidenlappen ausgegliedert werden (Fig. 38). Öffnen wir aber das Blatt, so sehen wir, daß auf der Ventralseite an der Grenze von Scheide und Spreite bereits die Ligula in Form eines Wulstes in Bildung begriffen ist. Auch beim Araceen-Typ nehmen wir das einfache bifaziale Kapuzenprimordium (z. B. von *Calla*) zum Ausgangspunkt. In dessen weiterer Entwicklung schlagen sich auch hier die Primordialränder übereinander, buchten sich dabei aber etwa in der Mitte des Primordiums ein, so daß eine kleine Öffnung frei bleibt, durch die sich die Vorläuferspitze des nächst jüngeren Blattes hindurchschieben kann (Fig. 39). Die Öffnung gibt aber auch zugleich die Stelle des Blattes an, an der sich später der Stiel bilden wird. Im Verlauf der weiteren Entwicklung bildet sich nun

ein nicht unerhebliches Ventralmeristem, das zunächst Anlaß zur Bildung eines Ventralwulstes gibt, der später die Araceen-„Ligula" aufbaut (Fig. 35). Das Ventralmeristem hat sich hier auch bereits auf die im Entstehen begriffene Stielzone ausgedehnt. In Fig. 40 hat das Ventralmeristem weitere Fortschritte gemacht. Zwar kann man noch verfolgen, wie die Scheiden- in die Spreitenränder übergehen, aber der Stiel hat bereits eine merkliche Dickenausbildung erfahren; die Ligula dagegen ist über das Stadium eines Wulstes noch nicht

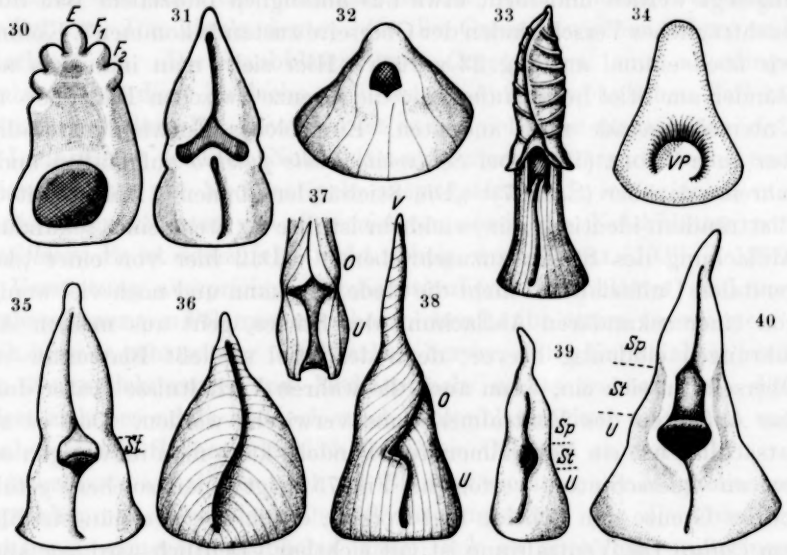


Abb. 7. Blattanlagen von: Fig. 30 *Potentilla anserina*, 45mal. Fig. 31 *Houttuynia cordata* (B_4). Fig. 32 *Veratrum* (B_5), 6mal. Fig. 33 *Caladium* (B_4), 6mal. Fig. 34 *Melianthus major* (B_1), 40mal. Fig. 35 *Caladium* (B_3), 22mal. Fig. 36, 38 *Hedychium coronarium*. Fig. 36, 12mal Fig. 38, 6mal. Fig. 37, *Pothos macrophyllus*. Fig. 39, *Calla*, 30mal. Fig. 40 *Pothos celatocaulis*, 22mal. *St* Stiel, *O* Oberblatt, *U* Unterblatt.

hinausgekommen. Endlich aber erhalten wir in einem fortgeschritteneren Stadium ein Bild, wie es etwa Fig. 33 bei *Caladium* darstellt: Der Stiel hat sich infolge des Dickenwachstums der runden Form schon sehr genähert; an der basalen Grenzzone des Ventralmeristems hat sich die Ligula herausdifferenziert und an der apikalen — hervorgerufen durch einen zweiten, aber viel später entstandenen Querwulst — hat sich ein Schildblatt gebildet. Zwar erkennt man am Stiel nun noch auf der Ventralseite eine seichte Rinne, die sich jedoch im Verlauf des weiteren Wachstums ausgleicht, so daß der Stiel im ausgewachsenen Zustand durchaus einen runden Eindruck macht; im Stielquerschnitt finden sich die Leitbündel nach Monocotylenart zerstreut, jeweils mit endoskopen Xylemen. Man könnte also, soferne man von der Entwicklungsgeschichte keine Kenntnis hätte, diesen Blattstiel im ausgewachsenen

Zustand für „unifazial" ansehen, was auch TROLL getan hat. So schreibt er in seiner Schildblattarbeit (1932) über die Aracee *Ariopsis peltata:* „Der Stiel ist streng unifazial, wie unter anderem aus dem Zusammenlaufen der Scheidenränder an der Grenze von Blattgrund und Stiel hervorgeht. Die Entwicklungsgeschichte der Spreite stimmt im wesentlichen mit der anderer Schildblätter überein. Der Stielbau ist kongenital-unifazial". Und an anderer Stelle (1939, S. 1177) schreibt TROLL wörtlich, „daß unifaziale Strukturen schon als solche angelegt werden und nicht etwa aus anfänglich bifazialem Bau durch nachträgliches Verschwinden der Oberseite zustande kommen". Kommen wir noch einmal auf Fig. 33 zurück! Hier sieht man immerhin noch Ränder am Stiel herablaufen, die die Grenze zwischen Blattober- und Unterseite gerade noch andeuten. Ein solches Entwicklungsstadium war auch TROLL (1939) bei *Schismatoglossis pulchra* aufgefallen und er schreibt darüber (S. 1207): „Die Stielränder können ... nicht mit den Blatträndern identisch sein; vielmehr ist ihre Existenz einer sekundären Abflachung des Stieles zuzuschreiben..." Daß hier von einer „kongenitalen Unifazialität" nicht die Rede sein kann und noch viel weniger von einer sekundären Abflachung des Stieles, geht aus meinen Ausführungen eindeutig hervor; denn der Stiel schließt Blattunter- wie Oberseite in sich ein, wenn auch die wahren Verhältnisse später durch das Auftreten des Ventralmeristems verwischt werden. Daß es sich tatsächlich um ein Ventralmeristem handelt, kann man im übrigen sehr gut an Querschnitten verfolgen. Fig. 75 zeigt einen solchen, geführt an der Grenze von Scheide und Spreite, durch das zweitjüngste Blatt von *Calla*. Die Ventralrinne ist gut sichtbar. Deutlich wird vor allem der Sitz des Ventralmeristems, das nach innen die langen Reihen von Zellen abgliedert; dabei bilden sich von innen nach außen Zellkomplexe zu Gefäßbündelprimanen um. Die Leitbündelanordnung ist demnach sekundärer Entstehung und kann für die morphologische Deutung der sog. „unifazialen" Strukturen des Blattstieles nicht herangezogen werden. Am Beispiel der Araceen hat es sich nun gezeigt, *daß sowohl Schildblätter, wie sog. „unifaziale" Stiele und Medianstipeln aus einem primär deutlich bifazialen, abgeflachten Gesamtorgan, dem Kapuzenprimordium, hervorgehen können!* Zum eben geschilderten Entwicklungstypus gehören außer einigen Scitamineen die meisten Araceen, wie beispielsweise: *Dieffenbachia, Anthurium, Philodendron, Pothos, Alocasia, Ariopsis peltata, Syngonium podophyllum* und viele andere mehr. Von der Tatsache aus, daß das Monocotylenprimordium stets ein bifaziales Organ ist, das sich frühzeitig in Ober- und Unterblatt gliedert, dann aber häufig keine weitere Differenzierung mehr erfährt, sind sicherlich auch viele Hochblätter von Monocotylen zu verstehen. Zum Beispiel würde ich die Araceen-Spatha im allgemeinen nicht als rein vaginaler

Herkunft bezeichnen, sondern ich sehe sie als „*bivalentes*" Blatt an, das sowohl die Anlage von Ober- wie Unterblatt in sich trägt, also als einfaches Kapuzenblatt, das zwar auf dieser Entwicklungsstufe stehen geblieben ist, aber — wäre es in seiner Entwicklung nicht gehemmt worden — Scheide und Spreite hervorgebracht hätte. Einen solchen Vorgang kann man sich etwa an den Spathablättern von *Cryptocoryne*, die mit einer Ligula versehen sind, veranschaulichen. An der Insertionsstelle der Ligula, die etwa in $^2/_3$ der Gesamthöhe liegt, kann man noch feststellen, daß auch das Oberblatt an der Spathabildung wesentlich beteiligt ist. Die Ligula deutet hier die Grenze zwischen Ober- und Unterblatt an. Die Laubblätter von *Cryptocoryne* sind allerdings eligulat. Aber diese Tatsache stellt keinen außergewöhnlichen Fall im Pflanzenreich dar. Bei Dicotylen ist es beispielsweise nicht selten, daß die Laubblätter seitliche Nebenblätter besitzen, während Hoch- und Perianthblätter mit Medianstipeln ausgestattet sind; ich erinnere nur an die Blumenblätter von *Reseda*-Arten sowie die Kelchblätter von *Passiflora*. Es ist demzufolge nicht richtig, wenn Troll (1939, S. 1373) die Vermutung ausspricht: „Medianstipulierte Hochblätter sind von vornherein nur von Pflanzen mit ebensolchen Laubblättern zu erwarten." Auch hieraus geht wieder mit Klarheit hervor, daß „Unifazialität" mit dem Zustandekommen von Medianstipeln nichts zu tun hat; dies äußert sich besonders in Hoch- und Blütenblattregion, wo wir es von vornherein mit flachen, deutlich bifazialen Organen zu tun haben.

Anhangsweise sei hier noch die Blattentwicklung der Magnoliaceen besprochen, da diese demselben Typus angehören wie die eben besprochenen Araceen. Zunächst haben wir es auch hier mit einem Kapuzenprimordium zu tun, das ja — wie wir hörten — im großen und ganzen auf die Monocotylen beschränkt ist. Indem nun etwa in der Mitte des Kapuzenblattes die Primordialränder aufeinander zuwachsen, vollzieht sich eine Trennung in Ober- und Unterblatt (Fig. 46). Die noch vorhandene Öffnung schließt sich sodann der ganzen Länge nach, wobei aber schon deutlich eine Differenzierung in Ober- und Unterblatt kenntlich wird (Fig. 43). Führen wir aber einen medianen Längsschnitt durch das junge Blatt (Fig. 45), so nehmen wir auch hier bereits die Tätigkeit eines beträchtlichen Ventralmeristems wahr. Im weiteren Verlauf verwachsen die Ränder des Unterblattes vollständig, während die des Oberblattes die Spreitenränder aufbauen und sich bei der Entfaltung öffnen. Schließlich aber vollzieht sich die Aufwölbung des Unterblattes, wodurch sich die geschlossene Tute entwickelt (Fig. 44). Durch die Tätigkeit des Ventralmeristems bildet sich zur selben Zeit der runde Stiel aus, der im vollentwickelten Zustand Leitbündelverteilung im Kreis aufweist; an ihm ist später von einer „Naht" nichts mehr zu sehen, welches Verhalten uns aus den bei Araceen vorliegenden

Verhältnissen sofort klar wird. *Von einer eigentlichen Nebenblattbildung kann man aber nicht sprechen*, denn von einer proleptischen Entwicklung lateraler Stipularhöcker ist nirgends etwas zu sehen, noch weniger von einer Verwachsung dieser Höcker durch einen Transversalwulst, wie dies EICHLER für *Magnolia* und *Liriodendron* angibt. Es liegt hier nur eine *postgenitale Verwachsung der Scheidenränder vor.*

5. Triglochin-Typus. An den Araceen-Blattyp können wir Blätter vom *Triglochin*-Typus sehr einfach anschließen, wenn wir uns als Übergangsbildung *Arisaema ringens* ansehen: Wir brauchen uns nur vorzustellen, daß die Bildung des Ventralmeristems am Kapuzenblatt zeitlich verschoben ist und schon bedeutend früher in Tätigkeit tritt. Das Kapuzenblatt nimmt dann sehr bald eine Gestalt an, die etwa mit der des Piperaceen-Typus zu vergleichen ist; seine bifaziale Natur ist aber — wie dort — noch deutlich erhalten (vgl. auch Fig. 46). Auch im medianen Längsschnitt können wir uns von der Anwesenheit des Ventralmeristems überzeugen. Hier schaltet sich auf dieselbe Weise wie bei den anderen Araceen der sekundär runde, bisher „unifazial" genannte Stiel ein, und die „Ligula" entsteht zunächst als Ventralwulst (Fig. 49 und 51). Zum *Triglochin*-Typ der Monocotylen gelangen wir dadurch, daß wir uns das Ventralmeristem noch früher tätig denken, so daß es gar nicht mehr zur Ausbildung des Kapuzenblattes kommen kann. Das Oberblatt nimmt also in statu nascendi rundliche Gestalt an, so daß man es für „unifazial" halten könnte, um so mehr als sich die Scheidenränder nicht ins Oberblatt fortsetzen; es liegen hier also dieselben Verhältnisse vor wie bei den Dicotylen, wo wir den radiären *Caltha*-Typ ebenfalls vom Piperaceen-Typ ableiten konnten, indem wir uns die Tätigkeit des Ventralmeristems auf ein noch jüngeres Primordialstadium verschoben vorstellten. Ein Beispiel für Monocotyle dieses Typs ist uns in den Pontederiaceen gegeben (Fig. 53). Die Abbildung stellt ein junges Primordialstadium von *Eichhornia crassipes* dar. Daß wir es auch hier mit einem bifazialen Organ zu tun haben, beweist die weitere Entwicklung. Aus dem oberen verbreiterten Teile des rundlich entwickelten Oberblattes entsteht ohne jeglichen Übergang die bifaziale Blattspreite (Fig. 55), die also direkt in den Blattstiel übergeht. Erst später nimmt der Blattstiel durch die Tätigkeit des Ventral-

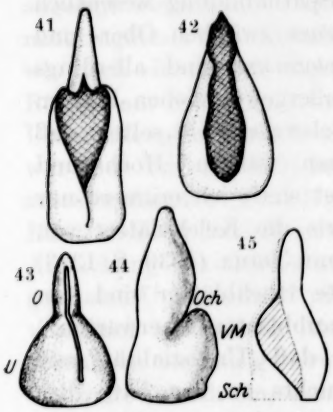


Abb. 8. Jüngere Blattentwicklung von: Fig. 41, 42 *Juncus balticus*. Fig. 43—45 *Magnolia tripetala*. Fig. 45 Medianer Längsschnitt durch eine Blattanlage. *Och* Ochrea, *VM* Ventralmeristem (schraffiert), *Sch* Scheide. Fig. 42, 43, 45, 30 mal. Fig. 44, 22 mal. Fig. 41, 15 mal.

meristems an Dicke zu und rundet sich schließlich ab, wodurch er sein „unifaziales" Aussehen erhält. Zum *Triglochin*-Typ gehören ferner: *Triglochin* selbst, deren jüngste Stadien vollkommen mit denen bei *Caltha* übereinstimmen (s. Fig. 47). Ähnlich ist auch das Primordium von *Juncus lamprocarpus*, *J. tenuis* und dasjenige von *Eriophorum Scheuchzerianum*, das sich vom Primordium der *Caltha* nur durch seine dreikantige Gestalt, die eine Folge mechanischer Einwirkung auf Grund der tristichen Blattstellung darstellt, unterscheidet. Die Oberblätter der letztgenannten Pflanzen differenzieren sich nicht mehr weiter, sondern bilden massive Spreiten, die sich erst sekundär sichtbar abflachen. Trotzdem haben sie bifaziale Natur, da sie ihre Entstehung einem Ventralmeristem verdanken und im übrigen meist eine bifaziale Leitbündelanordnung im offenen Bogen besitzen. Die Spreite von *Eriophorum* z. B. weist einen offenen Leitbündelbogen auf und ist im ausgewachsenen Zustand abgeflacht; dasselbe gilt für *Juncus tenuis*. *J. lamprocarpus* weist im Querschnitt direkt oberhalb der Ligula keine inversen Bündel auf, diese treten erst weiter oben in Erscheinung. Und *Triglochin maritima* schließlich hat zerstreute Bündel im Oberblatt.

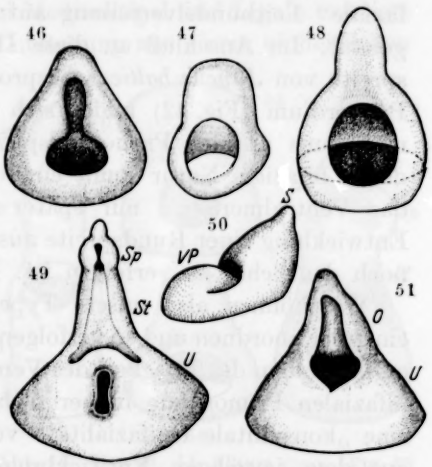


Abb. 9. Blattprimordien von: Fig. 46 *Magnolia tripetala*, 45 mal. Fig. 47 *Caltha palustris*, 30 mal. Fig. 48 *Allium Porrum* (P_s), 30 mal. Fig. 49, 51 *Arisaema ringens*. Bei Fig. 49 die Primordialränder durch gestrichelte Linien angedeutet. Fig. 50 *Acorus calamus*, 45 mal. *P* Primärblatt.

Eichhornia crassipes und *Pontederia (azurea* und *cordata)* dagegen bilden runde Stiele aus mit zerstreuten Bündeln. *Heteranthera* mit derselben Entwicklungsgeschichte behält aber auch im fertigen Zustand eindeutig sichtbare bifaziale Struktur bei und entwickelt keinen runden Stiel, sondern bildet ein flaches Oberblatt ohne inverse Bündel aus. Aus diesen Beispielen ist wiederum mit Deutlichkeit zu ersehen, *daß Primordien, die anfänglich — durch die frühzeitige Tätigkeit eines Ventralmeristems — nahezu rundliche (um mit* Troll *zu sprechen „unifaziale") Gestalt aufweisen, nachdem sie sämtlich dieselbe Entwicklung durchgemacht haben, ebensowohl sog. „unifaziale" Strukturen im Sinne* Trolls *als auch flache, deutlich bifaziale Organe auf Grund späterer Wachstumsverschiebungen hervorzubringen imstande sind.* Der *Triglochin*-Typ stellt demnach ein Homologon zum *Caltha*-Typus dar, indem in beiden Fällen Primordien infolge eines früh tätigen Ventralmeristems annähernd rundliche Gestalt annehmen, sich später aber mehr oder weniger abflachen

und meist bifaziale Leitbündelverteilung erhalten oder aber sich noch mehr abrunden und dann meist kreisförmige Leitbündelanordnung annehmen. In diesem Zusammenhang ist auch noch *Acorus Calamus* zu nennen, dessen Blattentwicklung in derselben Weise verläuft; nur handelt es sich bei *Acorus* um eine sekundäre Abflachung der Spreite in der Medianebene, anstatt in der Transversalen wie bei den im vorhergehenden geschilderten Pflanzen. *Acorus* bildet dagegen keine Ligula aus. Ein Querschnitt durch die Spreite weist die altbekannte „unifaziale" Leitbündelverteilung auf; das Blatt ist in Wahrheit bifazial gebaut. Im Anschluß an diese Darstellung sei hier noch die Rundspreite von *Juncus balticus* besprochen. Aus dem einfachen bifazialen Primordium (Fig. 42) bildet sich durch die Tätigkeit eines Ventralmeristems an der Primordialspitze die runde Spreite aus (Fig. 41), deren bifaziale Natur somit eindeutig bewiesen ist. Es tritt hier also das Ventralmeristem nur später am Primordium auf, wodurch die Entwicklung einer Rundspreite aus einem ursprünglich bifazialen Organ noch deutlicher zu verfolgen ist.

Wir können also unsere Typengruppen in linearer Reihe nebeneinander anordnen und so verfolgen, wie sich ein Typus aus dem anderen ergibt, indem die Tätigkeit des Ventralmeristems an dem in allen Fällen bifazialen Primordium immer früher in Kraft tritt und so schließlich eine „kongenitale Unifazialität" vortäuscht! Die Endstadien, die sich aus dem jeweiligen Entwicklungstypus nachträglich herausdifferenzieren, sind dagegen durchaus nicht immer untereinander gleich, da sich im einen Falle aus dem Kapuzenblatt des Araceen-Typs beispielsweise ein sog. „unifazialer" runder Stiel herausbildet, während sich aus dem rundlichen Primordium des *Triglochin*-Typus später ein flaches Blattorgan entwickeln kann. Die „Urform", von der wir alle anderen Formen ableiten konnten, ist jedenfalls das Kapuzenblatt.

6. Allium-cepa-Typ. An den vorhergehenden Typus schließt sich nun noch eine besonders interessante Typengruppe an, die äußerlich derjenigen von *Triglochin* und *Caltha* vollkommen zu gleichen scheint. Diese Ähnlichkeit bezieht sich aber nur auf die präparativen Beobachtungen; in Wahrheit sind beide Gruppen hinsichtlich ihrer Entwicklungsgeschichte nicht zu homologisieren. Fig. 54 gibt ein Primordium von *Allium cepa* wieder. Der objektive Betrachter wird hierin keine Unterschiede gegenüber dem Primordium von *Caltha* auffinden können (s. Fig. 47). Wiederum entwickelt sich auch hier die Ligula wie die Medianstipel als eine direkte Fortsetzung der Scheidenränder (Fig. 52). Auch hat das Oberblatt rundliche Gestalt und macht einen „unifazialen" Eindruck; die ausgewachsene Spreite hat außerdem ihre Leitbündel im Kreis angeordnet. Wir können im Stereoskop nur einen feinen Unterschied an den allerjüngsten Primordien erkennen: Das

Caltha-Primordium, solange es nur als Wulst ausgebildet ist, hat keine nähere Fühlung mit dem V.P., während ein Primordium vom *Allium-cepa*-Typ sich dem V.P. eng anschmiegt und im weiteren Wachstumsverlauf stets über diesen geneigt bleibt. Im folgenden wird sich zeigen, daß hier die rein präparative Betrachtungsweise völlig versagt und daß uns in diesem Falle nur mehr die Histogenese eine Auskunft über die morphologische Wertung dieser Blattorgane geben kann.

Die bisherigen Ergebnisse überblickend können wir sagen: Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Medianstipel und Ligula existiert nicht, indem beide Bildungen ihre Entstehung aus einem einheitlichen Transversalwulst nehmen, der — meist durch ein Ventralmeristem hervorgerufen — sich aus dem oberen Abschnitt des Unterblattes entwickelt. Da die Unifazialität des Oberblattes nicht als Begründung für das Zustandekommen totaler Stipulation herangezogen werden kann, dürfen wir ohne weiteres die Ligula von der Medianstipel ableiten. Die monocotylen Blatt-Typen schließen sich dabei an die verschiedensten Typengruppen der Dicotylen an: Wir sehen einerseits Beziehungen zwischen Piperaceen und Araceen, zwischen *Polycarpicae* und *Helobiae*, andererseits Polygonaceen und *Helobiae*, um nur die wichtigsten Beispiele zu nennen. Beziehungen zwischen Piperaceen und Araceen sind ja schon altbekannt; auch die Verwandtschaft der Monocotylen mit den *Polygonales* überrascht nicht. Nähere Einzelheiten darüber finden sich bei Suessenguth (1920). Daß die Homologien der Blattentwicklung im großen und ganzen auch mit den phylogenetischen Ergebnissen übereinstimmen, ist immerhin beachtenswert. Jedenfalls wird man an eine polyphyletische Entwicklungsrichtung der Monocotylen erinnert. Sehr auffallend ist ferner, daß die weitaus kompliziertesten Blatt-Typen sich unter den Monocotylen finden, und man muß schon deshalb eine Ableitung der Monocotylen von den Dicotylen in Betracht ziehen. Während das Dicotylenblatt im wesentlichen eine einheitlichere Entwicklungsgeschichte aufweist, ist das Monocotylenprimordium den verschiedensten Variationen unterworfen und in seiner Entstehungsweise weitaus mannigfaltiger. Die auch bei Dicotylen sehr seltene Entwicklungsform der Medianstipel, die sich aus der Verschmelzung lateraler Stipeln ergibt, wurde bei den von mir

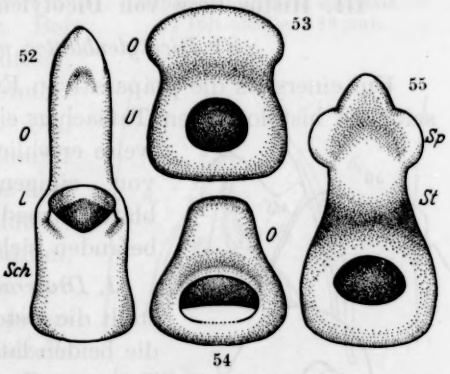


Abb. 10. Fig. 52, 54 *Allium cepa*. Fig. 53 *Eichhornia crassipes* und Fig. 55 *Pontederia cordata*, beide 60mal. Fig. 52, 54, 45mal.

unteruchten Monocotylen nirgends gefunden. Die Ligula ist somit keine komplexe Bildung, wie TROLL es annimmt, und kann deshalb nicht als Verschmelzungsprodukt von seitlichen Nebenblättern mit einem „laminalen Auswuchs" gedeutet werden. Man kann diese Tatsache, daß die Monocotylen-Ligula ihren Ursprung *stets* aus einem einheitlichen Ventralwulst nimmt — im Gegensatz zur Dicotylenmedianstipel —, damit in Zusammenhang bringen, daß die Monocotylenblätter eben sehr stark abgeleitete Formen darstellen, was durch die folgenden Untersuchungen noch deutlicher zum Ausdruck kommen wird.

III. Histogenese von Dicotylen- und Monocotylenblättern.

a) Dicotylenblätter mit Medianstipeln.

Um einerseits die präparativen Ergebnisse zu festigen und andererseits die histologischen Tatsachen einer vergleichenden Betrachtungsweise erschließen zu können, fertigte ich auch von einigen medianstipulierten Dicotylenblättern mediane Längsschnitte an. Darunter befanden sich:

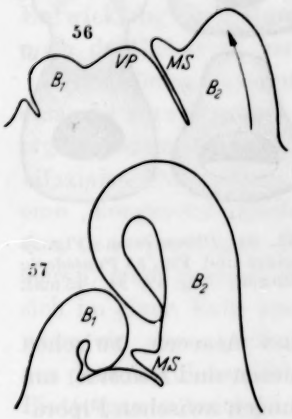


Abb. 11. Übersichtsbilder von medianen Längsschnitten: Fig. 56 *Caltha palustris* Fig. 57 *Drosera capensis*. *MS* Medianstipel, 40 mal.

1. Drosera. Ein Übersichtspräparat (Fig. 57) stellt die erste Anlage der Medianstipel bzw. des die beiden lateralen Nebenblätter verbindenden Transversalwulstes dar; in B_1 wölbt sie sich gerade bauchig über den V.P. Den histologischen Ausschnitt davon gibt Fig. 59. Gerade hat sich eine einschneidige Initiale J_1 aus dem subepidermalen Zellkomplex abgegliedert. In B_2 hat sie schon einige Segmente abgegeben, wovon Fig. 58 einen Ausschnitt gibt. Inzwischen ist aber das Wachstum auf die Epidermis übergesprungen und es hat sich eine zweischneidige epidermale Initialzelle (J_2) gebildet. In diesem Falle haben wir also eine einfache Wulstbildung als Vorläuferin der Medianstipel vor uns, hervorgebracht durch eine Reihe nebeneinanderliegender subepidermaler Initialen.

2. Piper. Von den Piperaceen hörten wir bereits, daß die Wulstbildung bei ihnen zunächst durch ein Ventralmeristem aufgebaut wird. Fig. 62 zeigt ein Übersichtsbild eines medianen Längsschnittes. B_1 ist ein noch ungegliederter Höcker am V.P., dessen apikales Wachstum durch Initialzellen, die sich nach dem Periklinal-Antiklinaltypus im Dreizellrhythmus teilen, vonstatten geht. Bei B_2 ist jedoch schon eine deutliche „Nasenbildung" sichtbar, die erste Anlage der Medianstipel. Fig. 67 gibt einen Ausschnitt davon, auf dem in Form reihenweiser

Zellanordnung die Tätigkeit des Ventralmeristems zu sehen ist. Außerdem hat sich bereits eine zweischneidige subepidermale Initiale gebildet, die für das weitere Wachstum der Medianstipel verantwortlich ist. Derselbe Wachstumsmodus wurde auch bei *Peperomia argyreia*, die mit einem Schildblatt ausgerüstet ist, beobachtet. Hier geht auch der „Schildauswuchs" aus dem Ventralmeristem hervor.

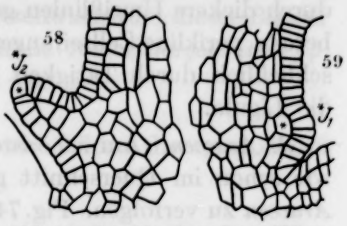


Abb. 12. Fig. 58, 59 mediane Mikrotomlängsschnitte durch die Medianstipel von *Drosera capensis*. J_1 Initialzelle, 180 mal.

3. Caltha. Fast ganz dieselben Verhältnisse finden sich bei *Caltha palustris*, wovon Fig. 56 eine Übersicht gibt. Bei B_1 der Figur wird besonders deutlich, daß die Wachstumsrichtung des Primordiums vom V.P. abgewendet ist. Den Aufbau des Ventralwulstes übernimmt zunächst das Ventralmeristem, aus dem sich sodann eine subepidermale Initiale abgliedert. Ein etwas älteres Stadium, etwa im Alter von B_2, würde zeigen, daß auch hier die Tätigkeit der subepidermalen auf eine epidermale Initialzelle überspringt. Im übrigen ist die Entstehung der Medianstipel und ihr weiteres Wachstum bei *Piper* und *Caltha* vollkommen gleich, nur tritt das Ventralmeristem und somit der Ventralwulst bei *Caltha* viel früher in Erscheinung, wie wir bereits präparativ beobachten konnten.

Wenn ich hier von einer Initiale spreche, so trifft das selbstverständlich nur für die Mikrotomlängsschnitte zu. Am lebenden Objekt hat man sich natürlich eine Reihe nebeneinanderliegender solcher Initialen vorzustellen, die gleichzeitig tätig sind und so den einheitlichen Ventralwulst aufbauen.

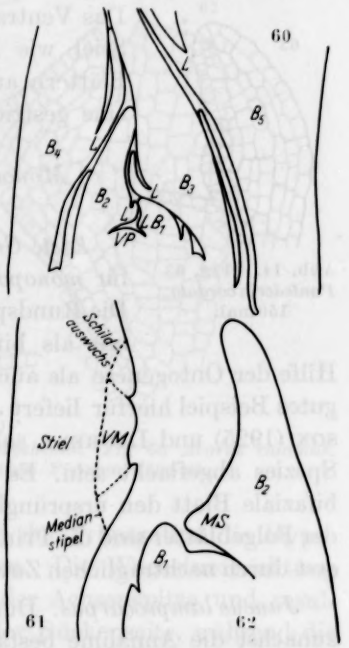


Abb. 13. Mediane Längsschnitte durch Vegetationspunkte von: Fig. 60 *Pontederia azurea*, 34 mal. Fig. 61 Ausschnitt eines medianen Längsschnittes durch eine Blattanlage von *Phrynium*, schematisch. Begrenzung des Ventralmeristems durch gestrichelte Linie angedeutet, Fig. 62 *Piper betle*. 34 mal.

b) Monocotylenblätter mit „unifazialen" Stielen.

1. Pontederiaceen. Dem *Caltha*-Typ lassen sich etwa auch histologisch *Pontederia* und *Eichhornia* anschließen, wovon man sich auf einem Übersichtspräparat (Fig. 60) überzeugen kann. Das junge Primordium

weist ein sehr einheitliches Spitzenwachstum mit einer subepidermalen zweischneidigen Initialzelle auf. In Fig. 63 sind die einzelnen Segmente durch dickere Umrißlinien gekennzeichnet; auf der Ventralseite werden bereits perikline Zellteilungen sichtbar. Aus dem Ventralwulst entsteht schließlich durch Tätigkeit einer zweischneidigen epidermalen Initiale die Ligula.

2. Araceen. Am schönsten ist die Tätigkeit des Ventralmeristems, wie schon im Querschnitt gezeigt werden konnte (s. Fig. 75), bei den *Araceen* zu verfolgen. Fig. 74 gibt einen Längsschnitt aus dem Ventralmeristem eines jungen Blattes in seinen histologischen Einzelheiten wieder. Die Anordnung der Zellen in Querreihen ist unverkennbar. Ein Schema der Tätigkeit des Ventralmeristems ist in Fig. 61 dargestellt. Das Ventralmeristem baut sowohl den „unifazialen" Stiel wie Ligula und Schildauswuchs bei peltaten Blättern auf. (Die Begrenzung des V.M.[1] ist durch eine gestrichelte Linie angedeutet.)

Abb. 14. Fig. 63 *Pontederia cordata*, 150mal.

c) Monocotylenblätter mit „unifazialen" Spreiten und Vorläuferspitzen.

Erste Gruppe nicht homologer Typen. Ein Beispiel für *monopodiale Rundblätter* ist *Juncus lamprocarpus.* Die Rundspreiten der Monocotylen wurden bisher von mir als bifazial dargestellt. Dies kann sowohl mit Hilfe der Ontogenese als auch an der Blattfolge bewiesen werden. Ein gutes Beispiel hierfür liefert *Juncus.* Nach Untersuchungen von ADAMSON (1925) und LAURENT soll das erste bifaziale Primärblatt bei allen Spezies abgeflacht sein. Es ist daher wahrscheinlich, daß das flache bifaziale Blatt den ursprünglichen Typ darstellt. Auch an Primordien der Folgeblätter sind die Primordialstränge in Hufeisenform angeordnet; erst durch nachträglichen Zuwachs werden die ventralen Bündel gebildet.

Juncus lamprocarpus. Durch histologische Querschnittsbilder konnte zunächst die Annahme bestätigt werden, daß es sich bei dem Rundwerden der zuerst etwas abgeflachten Spreite um ein Ventralmeristem handelt. Deutlich war die Anordnung der Zellen in Reihen auf der Ventralseite. Das Ventralmeristem konnte auch an medianen Längsschnitten festgestellt werden. Durch seine Tätigkeit bildet sich ein Wulst auf der Ventralseite, der nun den Raum über dem V.P. ausfüllt.

Triglochin maritima. Auch hier ist wiederum auf die vertikale Wachstumsrichtung der jüngsten Primordien zu achten. In B_2 ist bereits die Tätigkeit des V.M. gut zu beobachten (Fig. 64); man sieht, wie der Ventralwulst durch reihenweise Zellteilung gebildet wird.

[1] V.M. wird fernerhin ständig die Abkürzung für Ventralmeristem sein.

Zuletzt sei noch als weiterer Vertreter dieser Gruppe *Eriophorum Scheuchzerianum* genannt. In sehr jungen Primordialstadien ist bereits das Ventralmeristem zu erkennen. Das Spitzenwachstum dieser Blätter geht mit Hilfe einer subepidermalen Initialzelle vom *Pelargonium*-Typ, die sich nach dem Dreizellrhythmus teilt, vor sich.

Eine Analogie zu dieser Entwicklungsweise bilden die *sympodialen Rundblätter*, wie *Allium cepa*.

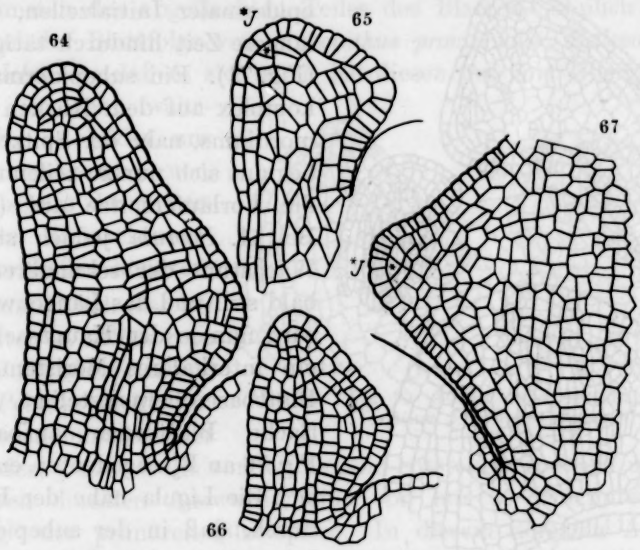


Abb. 15. Fig. 64 *Triglochin maritima*. Fig. 65 *Hedychium*. Fig. 66 *Acorus calamus*. Fig. 67 *Piper betle*, 120mal. Die übrigen Figuren 150mal.

Bei *Allium cepa* war schon gelegentlich der Präparation die Hyponastie der jüngsten Primordien aufgefallen. Die Wachstumsrichtung verläuft nämlich parallel zur Oberfläche der Achsenspitze und resultiert aus einem verstärkten Wachstum der Rückenseite, während die Bauchseite etwas im Wachstum zurückbleibt. Während nun die ursprüngliche Wachstumsspitze in ihrer Entwicklung etwas stehen bleibt, bildet sich auf der Dorsalseite des Primordiums ein zweites meristematisches Wachstumszentrum heraus, das die erste Wachstumsspitze ablöst und das „unifaziale" Oberblatt aufbaut (Fig. 70). Während die primäre Spitze, die somit hier die Scheide bildet, mit Hilfe einer zweischneidigen subepidermalen Initialzelle wächst, entsteht die sekundäre Blattspitze durch Periklinal-Antiklinalteilungen in der subepidermalen Schicht der Dorsalseite. Hat das Blatt eine gewisse Größe erreicht, so nimmt die Initialzelle der Scheide wiederum ihr Wachstum auf und bildet die sog. „Ligula", die so lange mehrschichtig ist, als sie von der

subepidermalen Scheitelzelle aufgebaut wird; diese wird jedoch später durch eine einschneidige subepidermale und schließlich durch eine zweischneidige epidermale Scheitelzelle ersetzt.

Allium Porrum. Das Primordium von *Allium Porrum* stimmt in seinen ersten Stadien vollkommen mit dem von *A. cepa* überein. Ein Übersichtspräparat zeigt schon, wie die wachsende Spitze über den V.P. gekrümmt ist (Fig. 76). Auch hier wächst das Primordium mit einer Reihe zweischneidiger subepidermaler Initialzellen, die auch längere Zeit hindurch tätig bleiben (Fig. 71). Ein subepidermaler Zellkomplex auf dem Rücken des Primordiums, nahe der Spitze gelegen, beginnt sich nun zu teilen und baut die Vorläuferspitze auf (Fig. 68). Bei *A. Porrum* jedoch steht das Wachstum der sekundären Spitze bald still und das Längenwachstum wird nun in der Hauptsache durch ein interkalares Meristem an der Blattbasis bewerkstelligt, das das flache Blattorgan aufbaut. In Fig. 76 an B_3 angedeutet, entwickelt sich die Ligula nahe der Basis dadurch, daß in der subepidermalen Schicht vermehrte Zellteilungen auftreten, die dann auch auf die Epidermis übergreifen. Aus dem subepidermalen Zellkomplex schneidet sich eine zweischneidige Initialzelle heraus, die der Ligula durch Segmentierung den Ursprung gibt. Später wird auch sie durch eine epidermale Initiale ersetzt. Derjenige Blattabschnitt, der bei *A. Porrum* zur flachen Spreite nebst Scheide wird, und also eine normale Entwicklung nimmt, wie wir sie bei Monocotylenblättern bereits kennenlernen konnten, entwickelt bei *A. cepa* nur die Scheide. *Die Blätter von A. cepa und A. Porrum stellen demnach nicht homologe Gebilde dar.* Auch die Ligularbildungen sind nicht homolog, indem die Ligula von *cepa* die Fortsetzung der primären Primordialspitze darstellt, während die „Ligula" bei *Porrum* eine uns schon bekannte Entwicklung nimmt, da sie das Kapuzenblatt in ein Ober- und Unterblatt zerlegt und somit der Dicotylen-Medianstipel homolog ist. Homolog dagegen ist die Spreite von *cepa* der Vorläuferspitze von *Porrum*, was im übrigen sehr auffällig aus der Blattfolge hervorgeht. Cotyledo und Primärblatt von

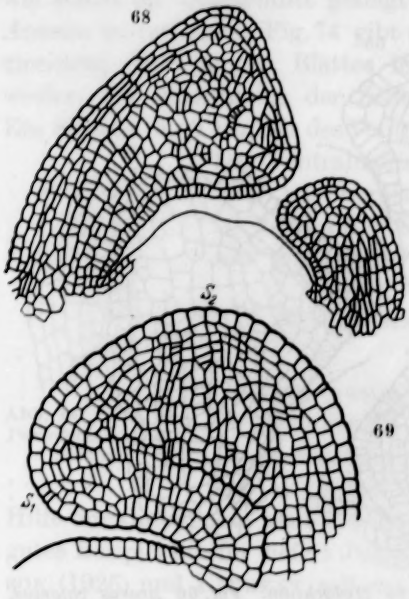


Abb. 16. Fig. 68 *Allium Porrum*, 90 mal. Fig. 69 Iris, 120 mal. S_1 Primäre Spitze, S_2 Sekundäre Spitze.

A. cepa und *Porrum* sind völlig gleich gestaltet und haben bei beiden massive „unifaziale" Spreiten, die wie die entsprechenden massiven Organe der ausgewachsenen Blätter durch Übergipfelung — wie wir den Vorgang der Bildung eines zweiten V.P.s am Blatt nennen wollen — zustande kommen. Erst bei den Folgeblättern von *Porrum* streckt sich die Öffnung des Primordiums in die Länge, und an der Basis des Spaltes im Innern der Kapuze tritt als erste Anlage der Ligula ein kleiner Wulst auf (Fig. 48). Erst später verschieben sich die Proportionen bei *A. Porrum* zugunsten des abgeflachten Teiles des Blattes. Ähnlich verhält es sich bei der Blattfolge von *Hyacinthus provincialis*, *Bellevalia* und *Allium globosum*; daß es sich auch bei diesen um eine Übergipfelung handelt, ist sehr wahrscheinlich. So bildet uns die Natur sukzessive vor, was wir bereits durch vergleichende Betrachtungsweise erschließen konnten.

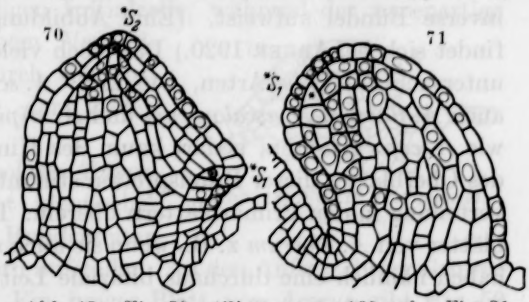


Abb. 17. Fig. 70 *Allium cepa*, 120mal. Fig. 71 *Allium Porrum*, 180mal.

Es handelt sich also bei der Spreite von *Allium cepa* und der Vorläuferspitze von *Allium Porrum* nicht um ein Zusammenlaufen der Blattränder, wodurch die runden Organe entstehen, sondern um einen sekundären dorsalen Auswuchs, eine von mir so benannte „Übergipfelung" der primären Blattspitze. In diesem dorsalen Auswuchs haben wir ein bifaziales Organ vor uns. Ein Querschnitt durch die Spreite eines jungen Blattes von *A. cepa* zeigt deutlich Umrisse, wie sie einem bifazialen Organ zukommen; das Blatt ist in die Breite viel stärker entwickelt als in die Dicke, und die Oberseite ist kenntlich durch eine deutliche Abplattung der Ventralseite. In diesem Stadium sind die Leitbündel auch im offenen Bogen angeordnet. Sehr frühzeitig bilden sich aber auf der Ventralseite Leitbündelprimanen, die aus der Tätigkeit eines Ventralmeristems hervorgehen (Fig. 73); auch hier ist wieder die Zellanordnung in Reihen sichtbar. Die eigentliche Abrundung der Spreite resultiert aber erst aus schizogenen Vorgängen im Mark, da die Zellen im Innern auseinander weichen und große Lakunen und schließlich einen einheitlichen Hohlraum in der Mitte freilassen. Mit Troll müssen wir aber ein Organ, dessen Leitbündelbogen erst sekundär durch die Tätigkeit eines Ventralmeristems zum Bündelkreis geschlossen wird, als bifazial bezeichnen. Troll spricht beispielsweise auch von einer „pseudounifazialen" Blattstielstruktur bei *Aesculus*, obwohl *Ae. Hippocastanum* im ausgewachsenen Zustand einen geschlossenen Bündelkreis im Stiel besitzt: „Der ihn scheinbar schließende Strangkomplex ist

supplementärer Natur und stellt ein Produkt des das Dickenwachstum des Stieles besorgenden Ventralmeristems dar" (1939, S. 1199). Bei *Allium stipitatum*, das dieselbe Entwicklung wie *cepa* durchmacht, ist auch auffallend, daß die ventralen inversen Bündel sehr rudimentär ausgebildet sind.

Ein weiteres Beispiel für Rundspreiten aus der Familie der Liliacen ist nach ARBER (1920) *Laxmannia grandiflora*; das Blatt ist ebenfalls mit einer Ligula versehen, und es ist wahrscheinlich, daß es auf dieselbe Art und Weise zustande kommt wie das von *A. cepa*. Unterschiedlich ist nur die Leitbündelanordnung in der Rundspreite von *Laxmannia*, die hier nämlich keinen Bündelring, sondern einen offenen Bogen ohne inverse Bündel aufweist. (Eine Abbildung des Spreitenquerschnittes findet sich bei ARBER 1920.) Daß noch viele andere von mir daraufhin untersuchte *Allium*-Arten, wie z. B. *A. schoenoprasum*, *A. fistulosum*, auch *A. flavum*, *A. ascalonicum* und *A. stipitatum*, dieselbe Entwicklung wie *A. cepa* erfahren, bedarf kaum des Hinweises. Mit der Bifazialität des Oberblattes dieser Rundspreiten stimmt ferner auch die Leitbündelverteilung in den Primärblättern überein. Die Rundspitzen der Primärblätter von *A. Porrum* z. B., wenn sie auch sekundär abgeflacht werden, haben nämlich eine durchaus bifaziale Leitbündelverteilung, indem die Bündel jeweils im offenen Bogen angeordnet sind. Für andere Rundspreiten von Primärblättern und Cotyledonen entnehmen wir ähnliches aus der Arbeit von SCHLICKUM (1896); angeführt seien hier nur die Cotyledonen von *Allium cepa* selbst, *A. fistulosum*, *Triglochin* und *Tigridia* (letztere allerdings mit einem Schwertblatt), die alle nur ein einziges Leitbündel in ihrem sog. „unifazialen" Oberblatt besitzen.

Eine ähnliche Homologisierung von Spreite und Vorläuferspitze wie bei *A. Porrum* und *cepa* ist auch bei *Sanseviera ceylanica* und *S. cylindrica* möglich. Die Primordien von *S. ceylanica* und *S. cylindrica* sind wiederum — wie die von *Allium Porrum* und *cepa* — völlig gleichgestaltet, nur in der Verteilung der weiteren Wachstumszonen unterscheiden sie sich und verhalten sich hierin zueinander wie *Porrum* zu *cepa*. Interessant ist, daß auch die Niederblätter der beiden Arten gleichgestaltet sind, und zwar nicht wie bei *Allium* in der Hauptsache dem übergipfelnden, sondern — wie im Falle von *Iris* — dem scheidigen Teile der *S. cylindrica* entsprechen, also einfache Kapuzenblätter mit einer übergipfelnden Vorläuferspitze darstellen.

Weitere Beispiele für analoge Entstehung von Vorläuferspitzen seien im folgenden angeführt: Einwandfrei konnte eine Übergipfelung durch Mikrotomschnittpräparate noch festgestellt werden bei *Yucca*. Vermutet kann sie werden bei fast allen *Liliaceen* mit runden Vorläuferspitzen, deren Primordien deutliche Hyponastie über den V.P. aufweisen, wie z. B. *Doryanthes Palmeri*, *Cordyline congesta*, *Crinum* und

andere mehr, bei denen ich dies ebenfalls aus präparativen Befunden schließe. Daß es auch zur massiven, durch Übergipfelung entstandenen Vorläuferspitze Analoga gibt, deren runde Gestalt davon herrührt, daß die primäre Spitze lediglich durch die Tätigkeit eines Ventralmeristems an Dicke zugenommen hat, ist durchaus zu erwarten; so möchte ich dies beispielsweise für viele Araceen annehmen. *Calla* etwa hat eine lange runde Vorläuferspitze, die nicht durch Übergipfelung entstanden ist, ebenso *Hedychium*, was im vorigen schon aus den Schnittpräparaten zu entnehmen war. Als Beispiel für Massivwerden der Vorläuferspitze lediglich durch ein Ventralmeristem sei noch das Vorblatt von *Hedychium* genannt (Fig. 65). Das Primordium wächst an der Spitze mit einer subepidermalen zweischneidigen Initialzelle, während der nasenartige Wulst sein Entstehen einem Ventralmeristem verdankt, das durch die auffallende Reihenanordnung der Zellen kenntlich ist.

Abb. 18. Fig. 72 *Iris pumila*, 120mal.

Zweite Gruppe nicht homologer Typen. Eine ähnliche Gruppe nicht identischer Typen läßt sich wie bei den Rundspreiten auch von den Schwertblättern aufstellen. An den Anfang dieser Gruppe sei *Acorus calamus* gestellt. Ein junges Blatt von *Acorus* gibt Fig. 50 wieder. Wir würden die Ähnlichkeit mit dem *Triglochin*- oder *Caltha*-Typ sofort erkennen, wenn wir uns das Blatt statt in der Mediane, etwas transversal abgeflacht dächten. Gleichzeitig ergibt sich scheinbare Übereinstimmung im Aussehen mit einem gleichalten *Allium-cepa*-Blatt. Also müssen wir auch hier die Histogenese entscheiden lassen, zu welcher von beiden Typengruppen wir *Acorus* zu stellen haben. Schon ein Übersichtsbild eines medianen Längsschnittes (Fig. 77) macht die Wachstumsrichtung des Primordiums (mit Pfeil bezeichnet) deutlich. Von einer Akrovergenz, einem Neigen des Blattes über den V.P., ist jedenfalls in B_1 nichts zu bemerken. Das Spitzenwachstum schreitet hier durch die Tätigkeit einer subepidermalen Initialzelle vom Peri-Antiklinal-Typus fort, während sich der Wulst durch starke Zellteilungen in der Subepidermis auf der Ventralseite bildet. In der Hauptsache ist an der Wulstbildung nur die erste subepidermale Schicht beteiligt, aus der das Ventralmeristem entsteht, wie bei den meisten Auswüchsen dieser Art, seien sie nun dorsale oder ventrale Bildungen (Fig. 66). Die Entwicklung von *Acorus* wäre demnach homolog zu setzen derjenigen von *Juncus*, *Triglochin* und *Eriophorum* unter den Monocotylen.

Iris. Wie Goebel (1885) bereits vermutet hat, ist die primäre Blattspitze bei *Iris* am Scheidenrande zu suchen, während die Spreitenspitze aus einem sekundären Vegetationspunkt hervorgeht. Fig. 78 zeigt

einen medianen Längsschnitt durch eine Knospe von *Iris*. Die Wachstumsrichtung der Blätter ist durch Pfeile gekennzeichnet. Die Primordialspitze ist über den V.P. gekrümmt und wächst mit Hilfe einer zweischneidigen subepidermalen Scheitelzelle, die auf Fig. 72 bereits einige Segmente abgegeben hat. Durch Teilungen in der ersten und

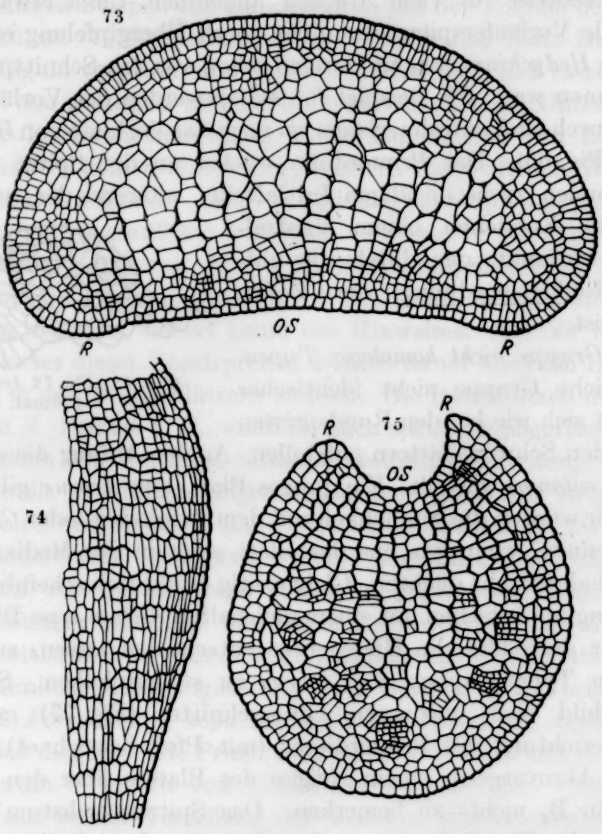
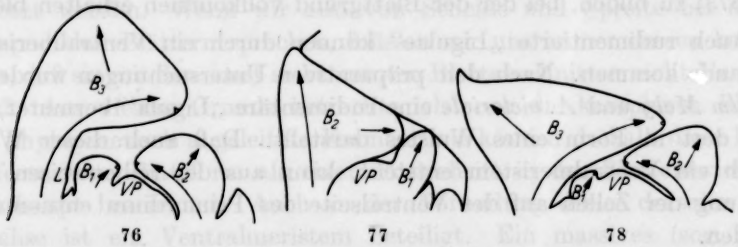


Abb. 19. Fig. 73 Querschnitt durch die Spreite von *Allium cepa*. Fig. 74 medianer Längsschnitt durch die mittlere Zone einer älteren Blattanlage von *Hedychium*, das Ventralmeristem zeigend. Fig. 75 Querschnitt durch die spätere Stielzone von *Calla*, Ventralmeristem durch Bildung von Zellreihen kenntlich. *OS* Morphologische Oberseite. 80mal.

zweiten subepidermalen Zellschicht auf der Rückenseite bereitet sich der Auswuchs, das künftige Oberblatt, vor. Ein noch älteres Primordium ist auf Fig. 69 abgebildet; obwohl die Initialzelle der primären Blattspitze bereits aufgelöst ist, ist durch die gekrümmte, nahezu horizontale Richtung der Zellreihen der primäre Wachstumsverlauf gut zu erkennen; die zweite Spitze ist durch die Bildung von Zellreihen, die auf den ersteren senkrecht stehen, entstanden. Außer *Iris* wurden von mir auch noch andere Gattungen der Iridaceen, wie *Freesia*,

Gladiolus, *Moraea* daraufhin mit dem gleichen Ergebnis untersucht. Unter den Liliaceen gibt es noch ein weiteres Beispiel für übergipfelte Schwertspreiten, nämlich *Tofieldia calyculata*. Die histologischen Bilder gleichen ganz denen von *Iris*.

Wir dürfen dabei nun nicht vergessen, daß es bei den Iridaceen auch nicht schwertförmig ausgebildete Flachblätter gibt, z. B. das von *Roscea purpurea*, das sogar mit einer „Ligula" ausgestattet ist, wobei man die Ligula derjenigen von *Allium Porrum* homolog setzen darf. Alle diese Flachblätter wären also dem scheidigen Teile der Schwertblätter homolog, während ihre Vorläuferspitzen den Spreiten der Schwertblätter morphologisch gleichwertig wären. Goebel (1928 bis



76 77 78

Abb. 20. Fig. 76 *Allium Porrum*, 20mal. Fig. 77 *Acorus calamus*, 34mal. Fig. 78 *Iris pumila*, 20mal.

1933) gibt ferner für die Niederblätter der Iridaceen an, daß der Hauptteil der Blätter — homolog den Verhältnissen der flachspreitigen Iridaceen-Blätter — flach und nur mit einer kleinen Vorläuferspitze ausgerüstet ist. Wir können uns demnach denken, daß es sich bei den „übergipfelten" Schwert- und Rundblättern um abgeleitete Formen handelt, zu welcher Annahme ich sehr geneigt bin.

Hemerocallis. Auch hierzu fand sich eine homologe Entwicklungsweise unter den Vorläuferspitzen, nämlich bei *Hemerocallis*. Hier entsteht die Vorläuferspitze ebenfalls durch „Übergipfelung" der primären Spitze. Auf eine eingehendere Schilderung im folgenden sei deshalb verzichtet, weil die Entwicklungsgeschichte des Primordiums dieselbe ist wie bei *Iris*, nur daß sich im weiteren Verlauf *der* Blatt-Teil zur flachen Spreite nebst Scheide entwickelt, der bei *Iris* wie bei *Allium cepa* zur Scheide wird.

d) Weitere Monocotylen-Primordien mit Ventralmeristem.

Eichler (1885) vermutete bei den Palmen eine Art von Übergipfelung, indem er mit Rücksicht auf Scheide nebst Ligula der Fächerpalmen von einer primären Bildung sprach, während die Spreite eine sekundäre Bildung darstellen sollte. Um dieses Problem zu klären, fertigte ich auch noch mediane Längsschnitte durch Palmenblätter an (*Rhapis*, *Trachycarpos* und *Chamaerops*), mit dem eindeutigen Ergebnis,

daß hier keine Übergipfelung vorliegt; der Wulst an der Grenze von Ober- und Unterblatt bildet sich auch hier mit Hilfe eines Ventralmeristems, aus dem dann die „Ligula" hervorgeht. Da auch hier die „Ligula" als stipulare Bildung aufgefaßt werden muß, geht in diesem Falle der sog. Blattstiel der Fächerpalmen aus dem Unterblatt hervor; er ist nämlich identisch mit der Mittelrippe der Blattscheide. Präparativ ist dies leicht festzustellen, da man sukzessive verfolgen kann, wie das Scheidengewebe mit Ausnahme der Mittelrippe bei älteren Blättern abfault und zuletzt auch die stabilen Fasern von der Rhachis abreißen; die Vorgänge wurden schon von DOMIN (1911) eingehend geschildert. Eine Ausnahme scheint die Ochrea von *Korthalsia* (vgl. TROLL 1939, S. 1673) zu bilden, bei der der Blattgrund vollkommen erhalten bleibt.

Auch rudimentierte „Ligulae" können durch ein Ventralmeristem zustande kommen. Nach den präparativen Untersuchungen wurde bei *Allium Moly* und *A. victoriale* eine rudimentäre „Ligula" vermutet, die sich dort in Form eines Wulstes darstellt. Daß auch dieser Wulst durch ein Ventralmeristem entsteht, kann aus der reihenweisen Anordnung der Zellen auf der Ventralseite des Primordium entnommen werden.

Besprechung der Ergebnisse und Schlußbetrachtung.

Den Ergebnissen dieser Arbeit können wir bezüglich der Gesetzmäßigkeiten des Blattwachstums entnehmen, daß das Blatt im Primordialzustand befähigt ist, außer dem apikalen, gemeinhin bekannten Vegetationspunkt (V_1) auch noch einen ventralen (V_2) bzw. einen dorsalen (V_3) hervorzubringen. (Hierzu das Schema der Fig. 79.) Die beiden letztgenannten Vegetationspunkte gehen in der Hauptsache aus der ersten subepidermalen Zellschicht hervor, wobei vor allem die Tatsache von Wichtigkeit ist, daß sie schon an den jüngsten Stadien des Primordiums auftreten. Für das Emporwachsen eines dorsalen Vegetationspunktes prägten wir den Ausdruck „Übergipfelung". Dieser dorsale Auswuchs kann entweder eine sog. „unifaziale" massive Vorläuferspitze bei geringem Längenwachstum oder ein „unifaziales" Oberblatt hervorbringen. Dabei kann die Bezeichnung „unifazial" höchstens in dem Sinne gebraucht werden, als durch die frühe Tätigkeit eines Ventralmeristems an jüngeren oder etwas fortgeschritteneren Stadien keine Unterscheidung in Ober- und Unterseite des betreffenden Blatt-Teiles mehr möglich ist. Es handelt sich also lediglich um Blattabschnitte, an denen keine Primordialränder mehr sichtbar sind. Aus dem primären apikalen Vegetationspunkt kann sich dagegen im letztgenannten Falle einer Übergipfelung unter Umständen eine Ligula entwickeln, wenn der gesamte ursprüngliche Primordialrand gemeinsam hochwächst. Man muß sich das Wachstum der Ligula so vorstellen, daß rings um den

Primordialrand eine Vielzahl von zweischneidigen Initialzellen nebeneinander tätig ist, die das einheitliche Emporwachsen der Ligula ermöglichen. Diese Ligula stellt demnach etwas ganz anderes dar als die Medianstipel (wozu wir auch — aus den oben angeführten Gründen — die bisher so benannten „Ligularbildungen" der Monocotylen rechnen, die ebenfalls durch Bildung eines ventralen Vegetationspunktes entstehen). Die Scheide solcher komplexer, eventuell noch ligulierter Blätter, wie wir sie nannten, ist demnach einem monopodialen Gesamtprimordium, aus Ober- und Unterblatt bestehend, homolog. Die „übergipfelnde" Spreite bzw. Vorläuferspitze dagegen stellt eine Neubildung dar und kann keinem der bisher bekannten Teile des Blattes homolog gesetzt werden. Wenn wir also von Scheide und Spreite bei diesen sympodialen Blättern sprechen, müssen wir uns immer dessen bewußt sein, daß sie mit den sonst so benannten Blattabschnitten nicht identisch sind. Aus diesem Grunde betrachte ich auch die komplexen Blätter als phylogenetisch abgeleitete Formen; wir können deshalb diese höher differenzierte Blattform als einen Fortschritt in der Blattentwicklung überhaupt bezeichnen. Auch an der Abrundung dieser dorsalen Auswüchse ist ein Ventralmeristem beteiligt. Ein massives (sog. „unifaziales") Rund- oder Schwertblatt kann aber auch noch auf eine gänzlich verschiedene Art und Weise zustande kommen, indem sich das Oberblatt bzw. die Blattspitze lediglich durch die Tätigkeit eines ventralen Vegetationspunktes abrundet. Theoretisch können wir uns nun auch vorstellen (vgl. hierzu Schema 79), daß ein Blatt außer dem apikalen sowohl ein ventrales wie dorsales Wachstumszentrum besitzt und so die Potenzen zur Bildung von drei Vegetationspunkten in sich trägt.

Ob nun aus dem Primordium ein Blatt mit runder Vorläuferspitze oder Rundspreite gebildet wird, hängt ganz von der späteren Wachstumsverteilung im Blatt ab (Fig. 80). Ist nur ein basal-interkalares Meristem (M_1) tätig, so entsteht natürlich nur ein Flachblatt mit einer massiven Vorläuferspitze; schiebt sich dagegen außerdem eine zweite Wachstumszone (M_2) oberhalb des ventralen Vegetationspunktes ein, so kann sich ein massives Oberblatt bilden, soferne sich das Ventralmeristem auch auf diese zweite Wachstumszone erstreckt. Bleibt indessen, als dritte Alternative, der ventrale Vegetationspunkt nur als Querwulst erhalten, und setzt dieser das Wachstum mit Hilfe einer Initialreihe fort, so entwickelt sich eine Medianstipel. Diese drei gegebenen Fälle können nun beliebig abgewandelt und kombiniert werden, so daß wir beispielsweise ein Rundblatt mit einer Medianstipel erhalten. Dabei darf man nicht vergessen, daß die Medianstipel nicht in allen Fällen mit einem deutlich ausgeprägten Ventralmeristem in Zusammenhang gebracht werden muß. Ich denke hier z. B. an die Medianstipel des *Drosera*-Typs, die ich als sekundärer Natur bezeichnen möchte und für die

phylogenetisch älteste Form halte, da die Medianstipelbildung zunächst von seitlichen Nebenblättern ausgeht, oder an die Medianstipel von *Allium Porrum* und die der Gramineen. Im allgemeinen sind also mediane Stipularbildungen mit dem ventralen Vegetationspunkt in Zusammenhang zu bringen bzw. mit einer erst viel später auftretenden sekundären

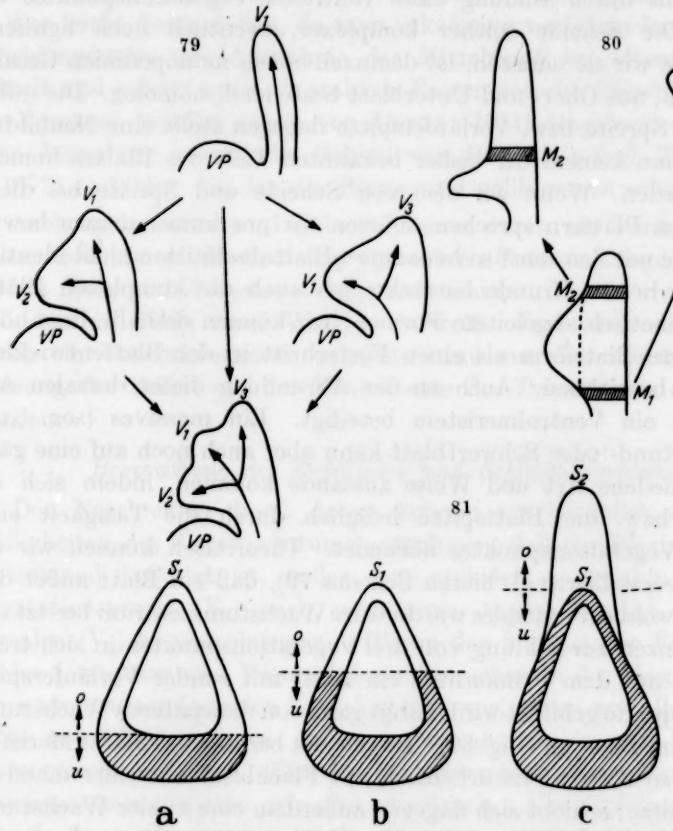


Abb. 21. Fig. 79 Schema der möglichen Wachstumsrichtungen im Blattprimordium und ihre eventuellen Kombinationen. V_1, V_2, V_3 die drei Vegetationspunkte. Richtung des Blattwachstums durch Pfeile angedeutet. Fig. 80 Schema des Längenwachstums von Blattprimordien mit ventralem Vegetationspunkt: die zwei Möglichkeiten der Einschiebung interkalarer Meristeme (M_1, M_2). Fig. 81 Schema der möglichen Gliederung eines Blattprimordiums in Ober- und Unterblatt (Unterblatt jeweils schraffiert): a Amaryllidaceen-, b Araceen-, c *Allium-cepa*- und Iridaceen-Blatt-Typ (mit sekundärer Spitze S_2).

Wulstbildung; in besonderen Fällen dagegen haben wir es mit „echten Ligulae" (in dem von mir geprägten Sinne) zu tun, welche die scheidige Fortsetzung des primären apikalen Vegetationspunktes (V_1) darstellen. Da die Unifazialitätstheorie für die Erklärung des Zustandekommens von medianer Stipula und „Ligula" (im bisher gebrauchten Sinne) widerlegt wurde und sich daher für uns nicht mehr als brauchbar

erwiesen hat, kann uns nichts mehr daran hindern, Stipular- und bisher so benannte „Ligularbildungen" zu homologisieren und, da beide Produkte des Unterblattes darstellen, können wir in jedem Falle den geläufigeren Ausdruck Medianstipel gebrauchen, um zu betonen, daß es sich hier um zwei einheitliche, homologe Bildungen handelt. Auch für die Entstehung der Schildblätter konnten wir feststellen, daß sie aus bifazialen Blattanlagen hervorgehen und für ihr Zustandekommen nicht einmal immer eine kreisförmige Leitbündelverteilung im Stiel notwendig ist; als Beispiel hierfür lernten wir unter Dicotylen *Drosera*, *Victoria*, *Peperomia* kennen, von Monocotylen außerdem sämtliche peltate Blätter des Araceen-Typs. Das (seitlich an der Achse inserierte) Primordium, von dem wir auszugehen haben, ist naturgemäß unter allen Umständen bifazial. Entwickeln sich dabei Blatt-Ober- und -Unterseite gleichmäßig, so ergibt sich ein eindeutig bifazialer Querschnitt; bleibt dagegen die Oberseite im Primordialzustand stehen, und erfährt nur die morphologische Unterseite ein ausgedehnteres Breitenwachstum, so kommen „subunifaziale" und durch weitere Abrundung mit Hilfe eines Ventralmeristems sog. „unifaziale" Strukturen zustande. Das Dickenwachstum, an dem sich in der Hauptsache das Ventralmeristem beteiligt, ist dafür jedenfalls Voraussetzung.

Die Gliederung des Monocotylenblattes, die variabler ist als die des Dicotylenblattes, kann durch ein einfaches Schema (Fig. 81) veranschaulicht werden: im ersten Falle a) entwickelt sich zum Unterblatt nur der basale (schraffierte) Teil des Monocotylenblattes, bei geschlossener Scheide bis zur Öffnung des Kapuzenblattes. Zu dieser Entwicklungsart rechne ich beispielsweise die Blätter des einfachen Kapuzentyps, des Amaryllidaceen- und Gramineen-Typs. Im zweiten Falle b) erfährt das Kapuzenblatt, wie bei den Araceen, etwa in der Mitte seine Trennung in Ober- und Unterblatt, also ein rein quantitativer Unterschied zum vorigen und nur ein Übergang zum letzten und seltensten Falle c), wobei sich das gesamte Kapuzenblatt zur Scheide entwickelt, während ein dorsaler Vegetationspunkt das Oberblatt aufbaut; das Kapuzenprimordium wird also ohne jede weitere Differenzierung zur sog. Scheide entwickelt, wie dies bei *Alliumcepa* etwa und allen anderen übergipfelten Blättern mit Rund- oder Schwertspreiten der Fall ist. Abschließend müssen wir also festhalten, daß einerseits Bildungen, die sich im ausgewachsenen Stadium zu gleichen scheinen, nicht identisch sind, während äußerlich recht verschiedene Bildungen durchaus gleicher Herkunft sein können.

Zusammenfassung.

1. Die nach Trolls Anschauung zu erwartende kreisförmige Leitbündelverteilung im Stiel medianstipulierter Blätter konnte nur bei

einigen wenigen Beispielen (*Victoria*, *Melianthus*, *Menyanthes*) gefunden werden, während die meisten daraufhin untersuchten Blätter eine Leitbündelanordnung im offenen Bogen besitzen. Andere medianstipulierte Blätter mit zerstreuter Bündelanordnung im Stiel wiesen aber prägnante Stielränder auf, die sich direkt in die Spreitenränder fortsetzen.

2. Medianstipel und „Ligula" (der Autoren) können in fast allen Fällen einander gleich gesetzt werden und sind daher einheitlich mit dem Ausdruck „Medianstipel" zu belegen. Die Medianstipel findet sich stets an der Grenze von Ober- und Unterblatt und entsteht, indem die Ränder des Unterblattes durch einen nach innen zu fortschreitenden Ventralwulst nach vorhergegangener Lateralstipelbildung oder durch einen einheitlichen Ventralwulst sehr früh miteinander verbunden werden. Die letztere Entwicklungsart ist bei den meisten Dicotylen und allen Monocotylen verwirklicht.

3. Auf Grund besonderer Baueigentümlichkeiten wurden die Primordien medianstipulierter Dicotylenblätter in bestimmte Entwicklungstypen eingereiht: Von dem *Drosera*-Typ (1), bei dem sich an dem einfachen bifazialen Primordium die Medianstipel durch Verschmelzung von vornherein getrennter Nebenblattanlagen entwickelt, kann man einen Polygonaceen-Typ (2) unterscheiden, indem sich hier an dem deutlich bifazialen, nur in Ober- und Unterblatt gegliederten Primordium ein einheitlicher Transversalwulst als erste Anlage der Medianstipel bildet. Bei dem Piperaceen-Typ (3) ist an dem kapuzenartig gestalteten Primordium dagegen ein gut ausgebildetes Ventralmeristem tätig, das die Wulstbildung hervorbringt, während beim *Caltha*-Typ (4) das Ventralmeristem schon früh am Primordium auftritt, so daß an ihm Primordialränder nicht mehr zu verfolgen sind.

4. Die sog. „unifazialen" Strukturen gehen mit Hilfe eines Ventralmeristems aus Primordien hervor, die in ihrer Gesamtheit von vornherein bifazial entwickelt sind, und werden entweder schon sehr früh am Blatt sichtbar (*Caltha*- und *Triglochin*-Typ) oder erst später und dann in ihrer Entstehung deutlich verfolgbar (Piperaceen-, Araceen-Typ u. a.).

5. Dasselbe Ventralmeristem ist auch maßgebend für die Entstehung von Schildblättern. Dabei stellt der Schildauswuchs einen „Antipoden" zur Medianstipel dar. Während sich am oberen Ende des Unterblattes proleptisch ein Transversalwulst als Anlage der Medianstipel bildet, wird durch das gleiche Ventralmeristem an der Basis des Oberblattes der Schildauswuchs hervorgerufen, der sich allerdings erst viel später am Blatte (metaleptisch) entwickelt.

6. Auch die Monocotylenblätter wurden in ähnlicher Weise wie die der Dicotylen in verschiedene Blatt-Typen eingeteilt; dabei ergab sich eine Reihenfolge von einfachsten Formen bis zu den höchstentwickelten Typen, wie folgt: In den einfachsten Fällen (Amaryllidaceen-, Liliaceen-,

Gramineen-, *Potamogeton*-Typ) handelt es sich um ein deutlich bifaziales Primordium von meist kapuzenförmiger Gestalt ohne Ventralmeristem. In komplizierteren Fällen erfährt das bifaziale Primordium nach seiner Gliederung in Ober- und Unterblatt schon frühzeitig ein beträchtliches Dickenwachstum mit Hilfe eines Ventralmeristems, wodurch es in der Lage ist, sowohl Medianstipel wie Schildblatt und einen sog. „unifazialen" Blattstiel sowie eine „unifaziale" Vorläuferspitze oder auch ein gesamtes zylindrisches oder schwertförmiges Oberblatt auszubilden; dabei handelt es sich also um „monopodiale" Blätter (Araceen-, *Triglochin*-Typ). Den seltensten und interessantesten (wahrscheinlich phylogenetisch jüngsten) Typ stellt aber das „übergipfelte" Blatt dar (*Allium-cepa*-Typ). Bei ihm entwickelt sich das gesamte Primordium, das sonst Ober- und Unterblatt hervorbringt, zur Blattscheide, während ein dorsaler Vegetationspunkt die runde oder schwertförmige Spreite, die somit eine Neubildung darstellt, aufbaut. Bei diesen „sympodial" gebauten Blättern kann sich aus dem primären apikalen Vegetationspunkt als dessen scheidige Verlängerung eine Ligula (in dem von mir geprägten Sinne) entwickeln. Schließlich kann sich auch noch bei monopodialen Blättern als dorsaler Auswuchs eine sog. „Vorläuferspitze" bilden, die dann der Spreite der sympodialen Blätter homolog wäre.

7. Auch die dorsalen Auswüchse der komplexen, d. h. sympodial gebauten Blätter haben bifaziale Natur und runden sich erst nachträglich mit Hilfe eines Ventralmeristems ab, werden damit aber nicht „unifazial", obwohl die Leitbündelverteilung im erwachsenen Zustand dies vortäuscht.

8. Die erste Anlage der Dicotylen- und Monocotylen-Medianstipel wächst im allgemeinen mit Hilfe einer Reihe nebeneinanderliegender subepidermaler zweischneidiger Initialen (bzw. solcher vom Periklinal-Antiklinal-Typus), die später von zwei- oder einschneidigen epidermalen Initialen abgelöst werden.

9. Bei den übergipfelten, sympodialen Blattformen wächst die primäre Spitze mit einer Reihe nebeneinander liegender zweischneidiger subepidermaler Initialzellen; der dorsale Vegetationspunkt dagegen entsteht aus einem subepidermalen Zellkomplex anderer Art. Die einzelnen aus den verschiedensten Familien bekannten Schwert- und Rundblätter der Monocotylen stellen demnach nur analoge Gebilde dar, indem sie sich dem äußeren Erscheinungsbilde nach gleichen, ihr Zustandekommen aber zwei völlig verschiedenen Entwicklungsrichtungen verdanken.

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Reinhard Orth, der die Anregung zu dieser Arbeit gab, für die stetige Hilfe bei meinen Untersuchungen.

Literatur.

Adamson, R. S.: On the leaf structure of *Juncus*. Ann. Bot. **39**, 599 (1925). — Arber, A.: On the leaf structure of certain *Liliaceae*, considered in relation to the phyllode theory. Ann. Bot. **34**, 447 (1920). — Bergdolt, E.: Zur Kenntnis der Stipularbildungen bei *Drosera*. Ber. dtsch. bot. Ges. **53**, 512 (1935). — Buchenau, F.: Monographia *Juncacearum*. Englers. Bot. Jb. **12**, 9 (1903). — Domin, K.: Morphologische und phylogenetische Studien über Stipularbildungen. Ann. Jard. Bot. Buit. **24**, 117 (1911). — Eichler, A. W.: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Diss. Marburg 1861. — Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin **1885**. — Glück, H.: Die Stipulargebilde der Monocotylen. Verh. Naturhist.-Med. Verein Heidelberg **7**, 1 (1901). — Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena 1919. — Goebel, K.: Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In Schencks Handbuch der Botanik, Bd. 3, S. 99. 1884. — Organographie der Pflanzen, 3. Aufl. Jena 1928—1933. — Orth, R.: Über den morphologischen Wert der Smilaxranken. Bot. Arch. **44**, 70 (1942). — Morphologische Studien an *Amaryllidaceen*. Bot. Arch. **44**, 306 (1943). — Schlickum, A.: Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monocotylen. Bibl. Bot. **6**, 1 (1896). — Suessenguth, K.: Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotylen. Beih. Bot. Zbl. II **37**, 1 (1920). — Trécul, M. A.: Formation des feuilles et ordre d'apparition de leurs premiers vaisseaux chez les graminées. C. r. Acad. Sci. Paris **90**, 1047 (1880). — Troll, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Monogr. wiss. Bot. **1**, 1 (1928). — Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta (Berl.) **17**, 153 (1932). — Über Diplophyllie und verwandte Erscheinungen in der Blattbildung. Planta (Berl.) **15**, 355 (1932). — Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 2. Berlin 1939.

Anmerkung. Infolge der ungünstigen Zeitumstände konnte die im April 1945 eingereichte Arbeit nicht früher veröffentlicht werden. Inzwischen sind zwei Arbeiten von Ch. Thielke: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zur Physiologie panaschierter Blätter", Planta, Bd. 36, 2 (1948) und „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter", ebenda 154 (1948), erschienen, die sich unter anderem mit ähnlichen Fragen befassen wie die vorstehende Arbeit. Die Ergebnisse von Thielke stimmen im wesentlichen mit den meinigen überein; es sei mir aber an dieser Stelle gestattet, auf einige abweichende Resultate hinzuweisen, die sich in der Hauptsache bezüglich der Entwicklungsgeschichte von *Allium Porrum* und *Acorus Calamus* ergeben haben. Nach Thielke (S. 159) wird bei *Allium Porrum* ein primärer Scheitel in seiner äußeren Form überhaupt nicht mehr angelegt; seine Lage läßt sich nur durch die Ligula bestimmen, die somit auf dieselbe Weise entstehen würde wie die von *Allium cepa*; die Spreite müßte dann auch der Spreite von *Allium cepa* entsprechen, die hier nur eine transversale Abflachung erfahren hätte, während die kielartige Spitze eine hinzukommende Komplikation tertiärer Natur bedeuten würde. Bei *Acorus Calamus* findet Thielke dieselbe Entwicklungsweise wie bei *Iris*; auch hier entsteht nach Thielke eine sekundäre Spitze, die die schwertförmige Spreite aufbaut.

Da von Thielke bereits eine Zusammenstellung aller wichtigeren Arbeiten, die sich mit dem vorstehenden Thema befassen, gegeben wurde, darf ergänzend auf die bei Thielke zitierte Literatur verwiesen werden.

Dr. Ingrid Roth, München 38, Botan. Staatsanstalten, Menzingerstr. 67.

Planta, Bd. 37, S. 337—375 (1949).

Aus den Botanischen Anstalten in Göttingen.

DIE GESETZMÄSSIGKEITEN DER ENDOGENEN TAGESRHYTHMIK.

(Beobachtet an den Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus*.)

Von

ANNA FLÜGEL.

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. Dezember 1948.)

A. Einleitung.

Bekanntlich hat BÜNNING (1936, 1944 I u. II) die photoperiodisch bedingte Blütenbildung der Pflanzen in Beziehung zu der äußerlich an den Schlafbewegungen der Blätter erkennbaren endonomen Tagesrhythmik der Pflanzen gebracht. Er greift dazu auf seine eigenen Erfahrungen wie auch auf aus der Literatur bekannte Kurven des Verlaufes der Schlafbewegungen der Blätter zurück. Die überwiegende Zahl der Schlafbewegungskurven in der Literatur ist aber unter anderen Gesichtspunkten als denen nach den Ursachen des Blühens zustande gekommen; zudem sind die Kurven an ganz verschiedenen Objekten gewonnen. Es schien daher eine lohnende Aufgabe, einmal an einer bestimmten Pflanzenart unter sonst gleichen Außenbedingungen eine möglichst große Zahl solcher Kurven unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen aufzunehmen, um damit neue experimentelle Unterlagen sowohl für die BÜNNINGsche Theorie wie vor allem auch für den Verlauf der Gesetzmäßigkeiten der inneren Rhythmik zu schaffen.

B. Experimenteller Teil.

I. Methodik.

Als Versuchsobjekt diente *Phaseolus multiflorus*. Die Pflanzen wurden einzeln in Töpfen mit Komposterde aufgezogen und standen bis zum Versuchsbeginn im Gewächshaus im Langtag. Wenn das Epikotyl deutlich sichtbar war, wurde es abgeschnitten, so daß also lediglich die beiden Primärblätter weiter wachsen konnten. Deren Bewegung wurde durch eine Hebeleinrichtung nach PFEFFERs Beispiel (1907) auf das berußte Papier einer rotierenden Trommel übertragen (eine Umdrehung in 7 Tagen). Acht solcher Trommeln standen zur Verfügung. Die Hebelübertragung wurde auf 1:1 reguliert, so daß die Kurvenamplituden also der Größe der Blattbewegungen entsprachen.

Der Hebel zeichnete die Blattbewegungen invers auf. Die *auf*steigenden Kurvenäste sind daher identisch mit der Blatt*senkung*, der höchste Kurvenpunkt gibt die tiefste Blattsenkung — also das Nachtextrem — wieder, während die bei Tage verlaufende Blatt*hebung* in der Kurve als *Ab*stieg erscheint. Die Horizontallinie in den Diagrammen gibt die waagerechte Lage des Hebels an.

Die Pflanzen standen gewöhnlich schon 2—3 Tage in den Versuchsbedingungen, ehe mit der Registrierung der Blattbewegungen begonnen wurde, die dann durchschnittlich 7 und mehr Tage durchgeführt wurde.

Als Lichtquelle dienten 4 Lampen zu 100 W, die etwa 1 m über den Pflanzen angebracht waren. Die Lichtintensität an den Primärblättern betrug in den meisten Fällen etwa 600—900 Lux. Um das Licht einigermaßen diffus zu machen, waren in etwa 1,50 m seitlichem Abstand von den Pflanzen ringsherum weiße Tücher aufgehängt, und der Boden war mit weißem Papier ausgelegt.

Im ganzen wurden etwa 250 Pflanzen in den Versuch genommen und ungefähr 2000 Tagesdiagramme registriert.

II. Versuchsergebnisse.

1. Allgemeiner Kurvenverlauf.

Zunächst sei ein Beispiel ausführlich besprochen. In Abb. 1 ist ein Stück eines Versuches wiedergegeben, bei dem die Pflanze 6 Stunden Belichtung und 18 Stunden Dunkelheit erhielt. Der Anfang fiel in die Nacht; die Kurve war im Anstieg (das Blatt also in Abwärtsbewegung) und erreichte um 0.10 Uhr die extreme Nachtstellung. Dann sank die Kurve ab, und als um 6 Uhr morgens die Beleuchtung eingeschaltet wurde, ging der Kurvenabfall unbeeinflußt weiter. Das Blatt erreichte dann um etwa 11.15 Uhr ($5^1/_4$ Stunden nach Beginn der Belichtung) die *extreme Tagesstellung.* Danach änderte sich die Bewegungsrichtung ziemlich scharf, und als um 12 Uhr die Belichtung beendet wurde, befand sich die Kurve schon im Beginn des Anstiegs. Der Anstieg wurde aber zunächst noch durch 2 maligen — wenn auch geringen — Abfall unterbrochen; erst ab 17 Uhr — also 11 Stunden nach dem Lichtbeginn am Morgen — erfolgte der glatte Kurvenanstieg zum Nachtmaximum, das um 23.20 Uhr erreicht wurde. An den folgenden Tagen war das Bild ähnlich; jedoch war der Übergang von der extremen Tagesstellung in die aufsteigende Richtung weniger ausgeprägt; unter mehr oder weniger starken Oszillationen *verharrte* die Kurve um eine ungefähr horizontale Mittellage, *um erst nach vielen Stunden dem klar ausgeprägten Nachtgipfel zuzustreben.*

Dieses Oszillieren ist viel typischer als das Verhalten am ersten Tage. Auch bei fast allen anderen Versuchen war bei der Tagstellung

ein so scharfer Umkehrpunkt wie beim Nachtmaximum fast nie vorhanden. Nach Erreichen des tiefsten Kurvenpunktes — meist zwischen 2 und 5 Stunden nach Lichtbeginn — ging die Blattbewegung fast nie sofort in die Gegenrichtung über, sondern fast stets verharrte das Blatt 6—9 Stunden in im wesentlichen unveränderter Lage meist unter schwachen Oszillationen (s. auch Abb. 2). Oft waren diese so stark, daß es *unmöglich* war, *den extremen Tagespunkt zeitlich mit Sicherheit festzustellen.* Das Ende des Verharrens — im Durchschnitt 9 bis

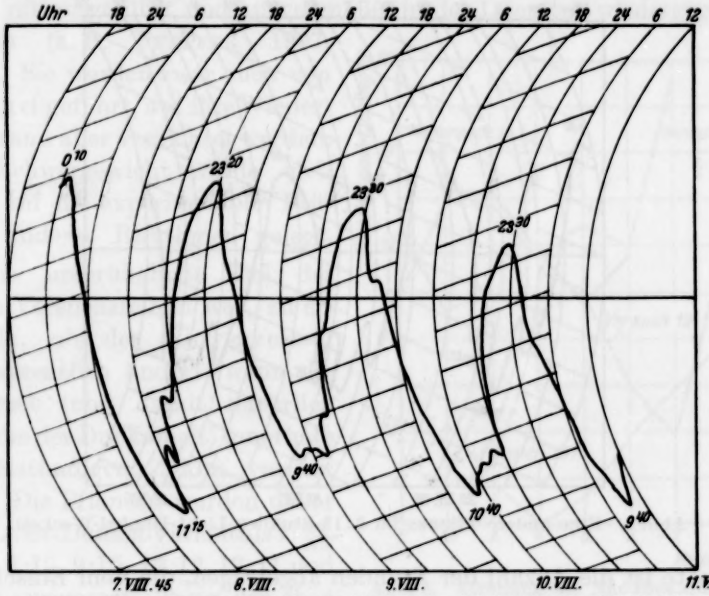


Abb. 1. Bewegungsverlauf im 6:18-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel.

12 Stunden nach Lichtbeginn — war dann meistens durch steilen Anstieg der Kurve gut zu erkennen; jedoch fehlt es auch für diesen Punkt — eindeutiger Übergang in die Nachtbewegung — nicht an Beispielen, bei denen Oszillationen das klare Bild verwischten (Abb. 1).

Nachstehend ist daher fast ausnahmslos *darauf verzichtet, den Tagesextrempunkt genau zu ermitteln,* sondern es wurde bei den verschiedenen Licht-Dunkel-Zyklen im wesentlichen die *Lage des Nachtmaximums berücksichtigt.*

Die *extreme Nachtstellung* dagegen war fast stets eindeutig erkennbar. Trotzdem waren auch bei ihr die Beobachtungen durchaus nicht immer so befriedigend, wie man es nach den Kurvenausschnitten in Abb. 1 und 2 erwarten sollte. Ihre *Lage* war nämlich *starken Schwankungen unterworfen.* Nicht nur, daß die Höhe der *Ausschläge,* also das Ausmaß der Blattbewegung an den einzelnen Tagen schwankte, sondern

vor allem lag auch der Wendepunkt der Bewegung an den einzelnen Tagen *zu recht verschiedenen Zeiten*. So schwankt er in Abb. 1 zwischen 0.10 und 23.20 Uhr, meistens waren die Schwankungen aber noch viel stärker. Sodann machte sich noch außerordentlich störend geltend, daß die Mittellage, um die die Streuung pendelt, *bei den einzelnen Pflanzen* nicht selten *zu ganz verschiedenen Zeiten* lag. Um das zu veranschaulichen, ist in Abb. 3 die Lage der Nachtmaxima von 4 dem Rhythmus 6:18[1] ausgesetzten Pflanzen zusammengestellt. Auf der

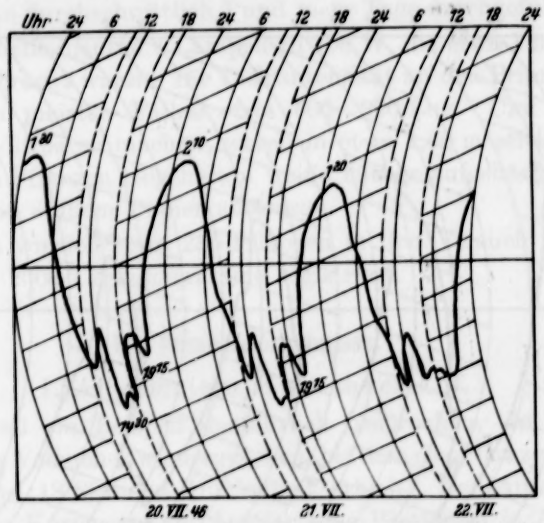


Abb. 2. Eine andere Pflanze im 6:18-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel.

Ordinate ist die Anzahl der Stunden abgetragen, die vom Einschalten des Lichtes bis zum Erreichen des Nachtmaximums verstrichen, auf der Abszisse sind die einzelnen aufeinanderfolgenden Tage, an denen registriert wurde, angegeben. Bei allen 4 Pflanzen betrug die Streuung zwar nicht wesentlich mehr als 2 Stunden, aber bei jeder Pflanze pendelte der Wert um eine andere Mittellage: bei Nr. 207 bewegte er sich zwischen 15 und 17 Stunden nach dem morgenlichen Lichtbeginn, bei Nr. 12 zwischen 16 und $18^1/_4$, bei Nr. 13 und 208 zwischen $17^1/_2$ und 20 Stunden. Das Nachtmaximum wurde also teilweise schon 15 Stunden, teilweise erst 20 Stunden nach dem Lichtbeginn erreicht.

Man könnte vielleicht meinen, daß die unterschiedliche Lage mit Außenfaktoren im Zusammenhang stände. Aber je 2 der Pflanzen (207 mit 208 und 12 mit 13) waren gleichzeitig im Versuch. Meistens wurden sogar 4 Pflanzen gleichzeitig dem gleichen Rhythmus ausgesetzt, auch dann zeigten sich solche großen Unterschiede. Da das Dunkelzimmer keine Leuchtgasleitung enthielt und auch sonst einwandfrei war[2], und zudem die gleichen Unregelmäßigkeiten auch

[1] Die Dunkelstunden sind immer unterstrichen.

[2] Die Temperaturschwankungen betrugen kaum mehr als 2—2,5° C täglich.

auftraten, wenn die Versuche im Gewächshaus gemacht wurden, so müssen sie individueller Natur gewesen sein.

Wirklich *zuverlässige Werte* über die Lage des Nachtextrempunktes kann man also *nur bei einer sehr großen Zahl von Versuchen* gewinnen.

2. Zyklusdauer 24 Stunden[1].

a) Variation des Licht-Dunkel-Verhältnisses.

Versuche mit einem Licht-Dunkelwechsel von 12:12 Stunden sind schon oft ausgeführt und kurvenmäßig in der Literatur wiedergegeben worden (z. B. PFEFFER 1907, 1915). Sie wurden zwar auch von mir durchgeführt, auf ihre Wiedergabe kann aber verzichtet werden. Das Schwergewicht wurde vielmehr auf die experimentelle Prüfung anderer Rhythmen gelegt.

Das ursprüngliche Ziel der ersten Versuchsreihen war, zu ermitteln, ob der Kurvenverlauf sich wesentlich ändert, wenn die Lichtzeit (und damit natürlich auch die der Dunkelheit) innerhalb des 24stündigen Zyklus variiert wird. Die Pflanzen wurden daher dem Licht-Dunkel-Verhältnis 1:23, 3:21, 6:18, 9:15, 12:12, 13:11 und 14:10 ausgesetzt. Trotz der oben geschilderten Unsicherheiten bei der genauen Festlegung der einzelnen Kurvenpunkte zeigte sich doch so viel, daß mit einiger Sicherheit gefolgert werden konnte, daß auch zwischen den extremen Perioden (1:23 und 14:10) höchstens unwesentliche Differenzen im Kurvenverlauf auftreten dürften, wenn überhaupt welche vorhanden sind.

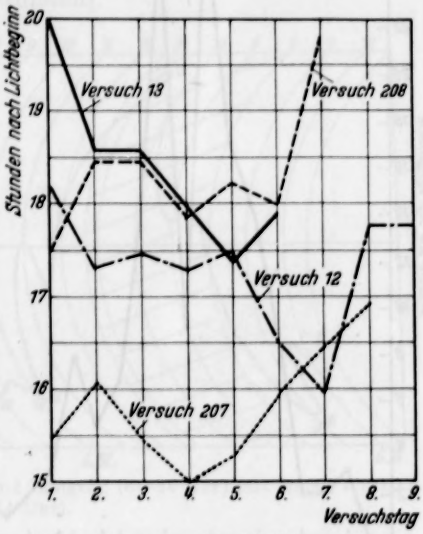


Abb. 3. Streuung der Nachtmaxima von 4 im 6:18-Stunden-Rhythmus registrierten Kurven.

In Abb. 4 sind die sämtlichen Werte der *Nachtmaxima* eingetragen. Die Streuung ist sehr erheblich; in 3 Fällen wurde das Nachtmaximum schon 14 Stunden nach Beginn der Lichtperiode, in zweien erst 22 Stunden danach erreicht, aber um die Mittellage — *17 und 18 Stunden nach dem Lichtbeginn* — fand doch eine eindeutige und starke Häufung statt. *Eine Bevorzugung einer bestimmten Lage bei einem bestimmten Licht-Dunkelverhältnis war*, was aus der Abbildung allerdings nicht zu entnehmen ist, *nicht erkennbar*.

[1] Als Zyklus wird die Dauer einer Hell- und einer Dunkelzeit bezeichnet.

Man kann also *folgendes schließen*:

1. Der in einem Höhepunkt der Kurven zum Ausdruck kommende nächtliche Tiefstand der Blätter wird bei Variation der Licht-Dunkelzeit von 1:23 bis 14:10 Stunden etwa zwischen 17 und 18 Stunden nach dem Beginn der Lichtperiode erreicht; im Mittel lag er 17,54 ($\pm$ 0,13 = Mittl. Fehler) Stunden nach Beginn der Belichtung. *Die Dauer der Lichtzeit spielte dabei kaum eine Rolle* — ausschlaggebend für die Blattbewegungen war der Beleuchtungsbeginn.

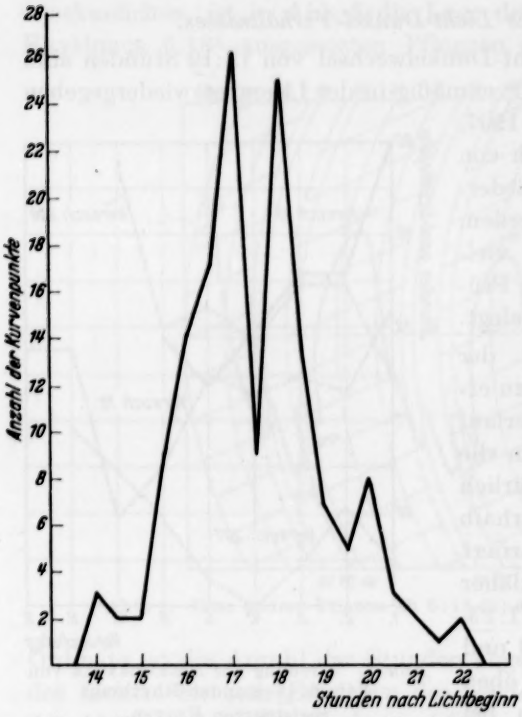


Abb. 4. Lage der Nachtmaxima aller in den 24stündigen Rhythmen bei Variation des Licht-Dunkel-Verhältnisses (1:23 bis 14:10) registrierten Kurven. Auf der Abszisse ist die Anzahl der Stunden nach Lichtbeginn, auf der Ordinate die Anzahl der Kurvenpunkte abgetragen.

2. Die Werte sind sowohl von Pflanze zu Pflanze wie auch an der gleichen Pflanze von Tag zu Tag erheblichen Schwankungen ausgesetzt.

3. Die genaue Lage der extremen Tagstellung ist schwer zu ermitteln, weil das Blatt etwa 6—9 Stunden in der Tagstellung etwas pendelnd verharrt. Der Beginn der Blattsenkung (Kurvenanstieg) liegt meistens zwischen der 9.—12. Stunde nach Lichtbeginn.

b) Wechsel von Lang- und Kurztagen mit verschiedenen Anfangszeiten.

In den bisher besprochenen Versuchen begann die Beleuchtung täglich zur gleichen Stunde, und die tägliche Dauer der Belichtung wie auch der anschließenden Dunkelperiode war immer die gleiche. Die Bedingungen für den Ablauf der Rhythmik waren also an jedem neuen Versuchstag genau die gleichen wie am vorhergehenden. Die folgenden Versuche sollen uns über die Blattbewegungen unterrichten, wenn der Lichtbeginn an zwei aufeinanderfolgenden Tagen zu verschiedenen Zeiten lag, wobei dann gleichzeitig auch noch die Dauer der Belichtung geändert wurde. Mit Rücksicht auf gewisse Resultate über das Zustandekommen des Blühens von *Kalanchoë* in verschiedenen Lichtrhythmen (HARDER u. GÜMMER 1949) wurde dafür ein Wechsel zwischen einem

14stündigen Langtag und einem Kurztag von 8 Stunden oder anderer Dauer gewählt. Es wechselten also Lang- und Kurztag miteinander ab; außerdem wurde der Beginn der Belichtungszeit des Kurztages in den meisten Fällen später gelegt als der des Langtages.

α) *Unterschied im Beginn des Lang- und Kurztages 0—4½ Stunden.* Der Langtag begann bei diesen Versuchen immer um 6 Uhr, der Kurztagsanfang wurde dagegen nur bei einer Gruppe (Nr. 105—108) auf die gleiche Zeit gelegt; bei den übrigen begann er später, und zwar um 8, 9, 10 und 10½ Uhr. Außerdem wurde auch die Länge des Kurztages variiert (zwischen 4 und 8 Stunden).

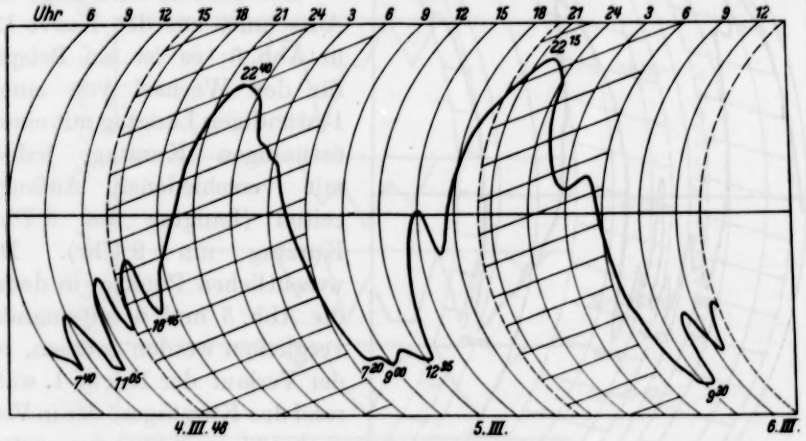


Abb. 5. Bewegungsverlauf im Wechsel von 1 Langtag (6—20 Uhr) mit einem Kurztag (6—14 Uhr).

Bei Versuch 107, von dem Abb. 5 einen 2tägigen Ausschnitt der während 9 Tagen registrierten Gesamtkurve wiedergibt, wechselten ein 14stündiger Langtag und ein 8stündiger Kurztag miteinander ab, und zwar so, daß das Licht immer zur selben Tageszeit einsetzte. Unser Kurvenabschnitt beginnt am 4. 3. um 6 Uhr morgens, gerade zur Zeit des Lichtbeginns. Die Kurve befand sich im Abstieg, sie hatte schon mehr als die Hälfte des Abstiegs hinter sich (das Blatt hebt sich also); etwa 2 Stunden später, um 7.40 Uhr, erreichte sie einen Extrempunkt. Dann verblieb das Blatt etwa 9 Stunden zwar stark oszillierend, aber doch im Mittel in ungefähr der gleichen Höhenlage. Erst gegen 16.45 Uhr, also 2¾ Stunden nach Beginn der Dunkelheit und 10¾ Stunden nach dem Lichtbeginn, kam es zu einem Steilanstieg der Kurve ohne weitere Oszillationen, und um 22.40 Uhr, also 16¾ Stunden nach dem Beleuchtungsbeginn, wurde die extreme Nachtstellung erreicht. Der Kurvenverlauf am folgenden Langtag war ähnlich; das um 6 Uhr beginnende Licht fiel wieder in den Kurvenabstieg, und auch an diesem

Tag wurde schon ziemlich bald nach Lichtbeginn — um 7.20 Uhr — die extreme Tagstellung erreicht; sie wurde dann bis etwa 12.35 Uhr beibehalten, wo dann der Kurvenanstieg begann, der aber um 15 Uhr nochmals durch eine Senkung unterbrochen wurde und erst von 16.50 Uhr an ohne weitere Verzögerung fortgeführt wurde. Das Nachtmaximum wurde dann nach diesem Langtag um 22.15 Uhr — also zu ähnlicher Zeit wie am vorhergehenden Kurztag — erreicht. An den anderen Tagen des Versuchs war der Kurvenverlauf entsprechend.

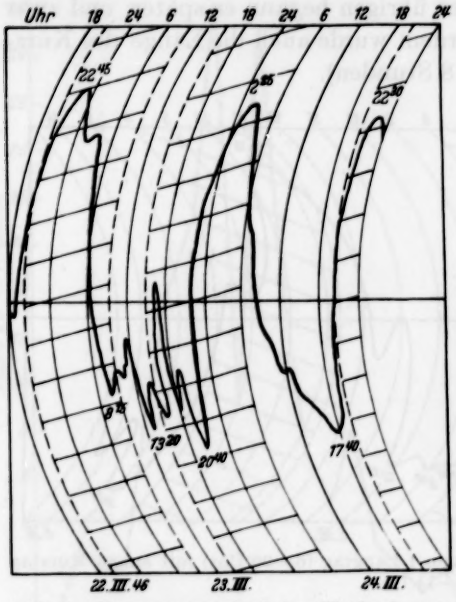


Abb. 6. Bewegungsverlauf im Wechsel von 1 Langtag (6—20 Uhr) mit einem Kurztag (9—15 Uhr).

Ein anderes Bild zeigt der Ausschnitt aus der Kurve 137 in Abb. 6; es ist ein Beispiel für den Wechsel von einem 14stündigen Langtag mit einem 6stündigen Kurztag, jedoch mit verschiedenen Anfangszeiten (Langtag um 6 Uhr, Kurztag um 9 Uhr). Die wesentlichen Punkte, in denen die Abb. 5 und 6 miteinander verglichen werden müssen, ist der Verlauf der Kurve 1. während des Kurztages, der in Versuch 137 ja 3 Stunden später einsetzte als der vorangegangene Langtag, und 2. in der anschließenden Nacht. In letzterer muß sich zeigen, ob das Nachtmaximum, das bei unseren früheren Versuchen — gleichgültig, wie lange die Belichtungszeit war — im Mittel 17,5 Stunden nach Beginn der Belichtung erreicht wurde, auch in diesem Fall erst so spät eingenommen wird, oder ob es nicht infolge des autonomen Weiterlaufs der Rhythmik schon ungefähr 3 Stunden früher erreicht wird.

Mit der Registrierung der Bewegung wurde am Langtag (22. 3.) begonnen, und zwar am Ende desselben. Das anschließende Nachtmaximum wurde um 22.45 Uhr — also 16 Stunden 45 Min. nach dem um 6 Uhr beginnenden Langtag — erreicht. Am nächsten Versuchstag, der ein erst um 9 Uhr beginnender Kurztag war, war die Kurve beim Einsetzen des Lichtes schon ziemlich weit heruntergelaufen, und nur der letzte Teil des abfallenden Astes wurde an diesem Tag vom Licht getroffen. Die Kurve hielt sich nun unter starken Oszillationen bis gegen 20.40 Uhr in dieser Tagstellung, ging dann erst — also etwa

$11^3/_4$ Stunden nach dem um 9 Uhr erfolgten Lichtbeginn — in steilem Aufstieg empor zum Höchstpunkt, der um 2.25 Uhr, also 17 Stunden 25 Min. nach Einsetzen des Kurztagslichtes, erreicht wurde. Am folgenden Tag begann aber nun das Licht schon um 6 Uhr, also 3 Stunden früher als an dem vorangehenden Kurztag. Es traf die Kurve also zu einer Zeit, in der das Nachtmaximum erst vor

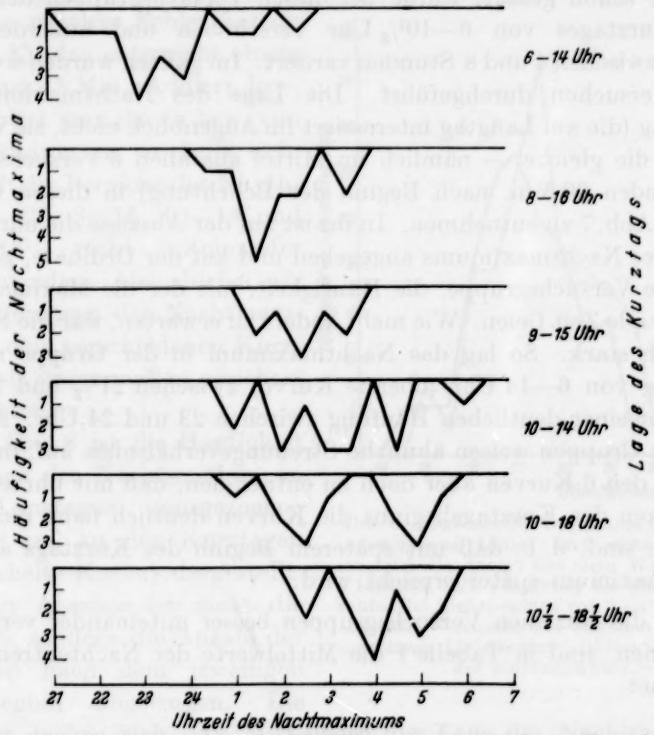


Abb. 7. Lage der Nachtmaxima an den Kurztagen der verschiedenen Versuchsgruppen aus dem Wechsel von 1 Langtag mit 1 Kurztag. (Unterschied im Beginn von Lang- und Kurztag 0—$4^1/_2$ Stunden. Abszisse = uhrzeitliche Lage des Nachtmaximums, Ordinate = Häufigkeit der Maxima, für jede Versuchsgruppe gesondert.)

$3^1/_2$ Stunden überschritten war. Das verhinderte aber nicht, daß die Bewegung — unbeeinflußt von dem Licht des vorangegangenen Tages — wieder vollkommen von diesem Langtagslicht bestimmt wurde und — entsprechend dem 22. 3. — um 22.30 Uhr die extreme Nachtstellung einnahm. An den übrigen Tagen und bei den übrigen Pflanzen dieses Versuchs lagen die Nachtmaxima 16 Stunden 30 Min., 16 Stunden 45 Min., 16 Stunden 50 Min., 17 Stunden 10 Min., 17 Stunden 15 Min., 17 Stunden 25 Min., 17 Stunden 30 Min. und 18 Stunden 20 Min. nach Beginn des Langtags um 6 Uhr und 16 Stunden 30 Min., 16 Stunden 45 Min., 16 Stunden 50 Min., 17 Stunden 15 Min., 17 Stunden 15 Min.,

18 Stunden, 18 Stunden 15 Min. und 18 Stunden 35 Min. nach Beginn des Kurztags um 9 Uhr. Es scheint also, daß bei einem Wechsel von Lang- und Kurztagen die Rhythmik so abläuft, daß unabhängig von dem Zeitpunkt des Lichtbeginns innerhalb des abfallenden Kurvenastes das Nachtmaximum immer 17—18 Stunden nach Lichtbeginn liegt.

Wie schon gesagt, wurde bei diesen Versuchsgruppen der Beginn des Kurztages von 6—$10^1/_2$ Uhr verschoben und außerdem seine Länge zwischen 4 und 8 Stunden variiert. Im ganzen wurden 6 Gruppen von Versuchen durchgeführt. Die Lage des Nachtmaximums am Kurztag (die am Langtag interessiert im Augenblick nicht, sie war auch immer die gleiche — nämlich im Mittel aus allen 6 Versuchsgruppen 17 Stunden 20 Min. nach Beginn der Belichtung) in diesen Gruppen ist aus Abb. 7 zu entnehmen. In ihr ist auf der Abszisse die uhrzeitliche Lage des Nachtmaximums angegeben und auf der Ordinate, gesondert für jede Versuchsgruppe, die Häufigkeit, mit der die Maxima auf die betreffende Zeit fielen. Wie nicht anders zu erwarten, war die Streuung ziemlich stark. So lag das Nachtmaximum in der Gruppe mit dem Kurztag von 6—14 Uhr (oberste Kurve) zwischen $21^1/_2$ und $2^1/_2$ Uhr, aber mit einer deutlichen Häufung zwischen 23 und 24 Uhr. Auch die übrigen Gruppen weisen ähnliche Streuungsverhältnisse auf, insgesamt ist aus den 6 Kurven aber doch zu entnehmen, daß mit uhrzeitlichem Verrücken des Kurztagsbeginns die Kurven deutlich nach rechts verschoben sind, d. h. daß mit späterem Beginn des Kurztags auch das Nachtmaximum später erreicht wird.

Um die einzelnen Versuchsgruppen besser miteinander vergleichen zu können, sind in Tabelle 1 die Mittelwerte der Nachtextrempunkte berechnet.

Tabelle 1.

Lage des Nachtmaximums bei Wechsel von einem Langtag (stets von 6 bis 20 Uhr) mit einem Kurztag zu verschiedener Tageszeit. Unterschied im Beginn des Lang- und des Kurztages 0—$4^1/_2$ Stunden. Mittlere Lage der Nachtmaximums an allen Langtagen 23,20 Uhr.

Pfl.-Nr.	Licht von bis	Mittlerer Wert der Nachtmaxima Uhrzeit	Einfacher mittlerer Fehler	Unterschied im Lichtbeginn bei Lang- und Kurztagstunden	Unterschied des Nachtmaximums Stunden
105—108	6—14	23^{35}		0	0^{15}
117—119	8—16	1^{54}	$\pm 0{,}251$	2	2^{34}
137—139	9—15	2^{30}		3	3^{10}
94, 121—124	10—14	3^{06}	$\pm 0{,}253$	4	3^{46}
187—190	10—18	3^{25}		4	4^{05}
114, 129, 130	$10^1/_2$—$18^1/_2$	4^{00}	$\pm 0{,}258$	$4^1/_2$	4^{40}

An den Langtagen wurde, wie erwartet, die Nachtstellung im Mittel um 23,20 Uhr — also etwa $17^1/_2$ Stunden nach dem Beleuchtungsbeginn — erreicht. Auch an den Kurztagen lag das Nachtmaximum zur selben Zeit, wenn der Kurztag zur gleichen Stunde wie der Langtag also um 6 Uhr — begann (Versuch 105—108). Bei späterem Anfang jedoch war das Nachtmaximum hinausgeschoben, und zwar um ungefähr die gleiche Stundenzahl wie der Kurztag später begann. Der einfache mittlere Fehler betrug etwa 0,25; das entspricht einem Wert von 15 Min. Addiert bzw. subtrahiert man ihn zu bzw. von den Mittelwerten, so ergibt sich, daß sich die Bereiche der Rhythmen 6—20, 8—16, 10—14 und $10^1/_2$—$18^1/_2$ nicht miteinander überschneiden. Also dürfen wir die Differenzen der Nachtmaxima in den verschiedenen Kurztagen als einigermaßen gesichert betrachten.

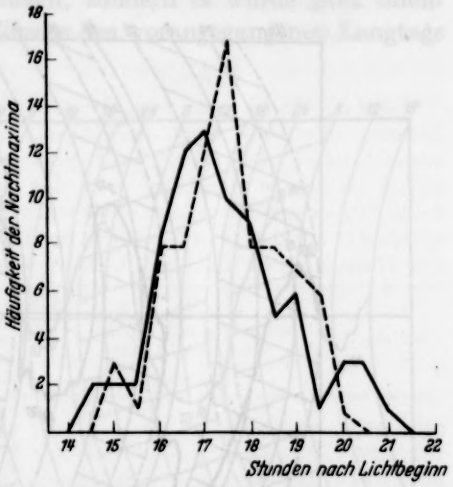


Abb. 8. Lage der Nachtmaxima aller Lang- (ausgezogene Linie) und aller Kurztage (gestrichelte Linie) aus dem Wechsel von 1 Langtag mit 1 Kurztag bei einem Unterschied der Lichtbeginne von 0—$4^1/_2$ Stunden. (Abszisse = Anzahl der Stunden nach dem jeweiligen Lichtbeginn, Ordinate = Anzahl der Kurvenpunkte.)

In Abb. 8 ist die Häufigkeit der Lage der Nachtmaxima an den Langtagen (ausgezogene Kurve) und an den Kurztagen (gestrichelte Kurve) dargestellt. Auf der Abszisse ist nicht die Uhrzeit, sondern die Anzahl der Stunden nach dem jeweiligen Lichtbeginn abgetragen. Die Kurven decken sich. Als Mittelwert der Lage des Nachtmaximums ergibt sich für den Langtag 17 Stunden 25 Min. $\pm$ 0,165 und für den Kurztag 17 Stunden 30 Min. $\pm$ 0,158 nach dem Lichtbeginn.

Bei dem Wechsel von einem Langtag mit einem Kurztag wird der Verlauf der Kurve (der Blattbewegung also) immer nur von dem Zeitpunkt des letzten Tagesbeginns gesteuert; dabei ist gleichgültig, ob der zeitliche Beginn der Kurztage gegenüber dem der Langtage verschoben (bis zu $4^1/_2$ Stunden) ist oder nicht, und auch die Dauer des Kurztages (4 bis 8 Stunden) spielt dabei keine Rolle.

Außer diesen Versuchen mit dem Wechsel von 1 Kurztag mit 1 Langtag wurden noch andere durchgeführt mit einer *Aufeinanderfolge von 2 Langtagen und 3 Kurztagen.* Der Unterschied zwischen Lang- und Kurztagsbeginn betrug hier sogar 5 Stunden. Die Ergebnisse dieser Versuche waren im wesentlichen die gleichen wie die der soeben

beschriebenen. Auch hier war jeweils der letzte Lichtbeginn für den Kurvenverlauf ausschlaggebend.

β) Unterschied im Beginn des Lang- und Kurztages 6—10 Stunden. Bei der vorstehend ermittelten vollständigen Umstellung der Bewegung auf den jeweiligen Lichtbeginn hatte die Blattstellung bei Einschaltung des Lichtes am Kurtag noch nicht ihr Tagesextrem erreicht. Was für ein Kurvenverlauf ist aber zu erwarten, wenn der Kurztag 6 oder noch

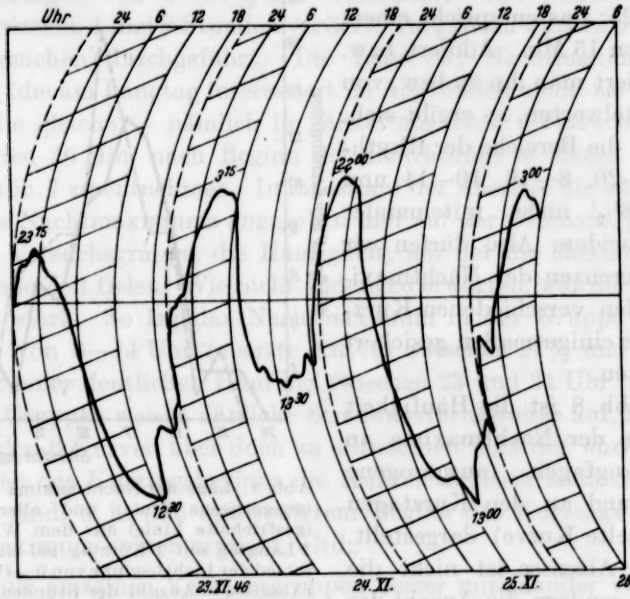


Abb. 9. Bewegungsverlauf im Wechsel von 1 Langtag (6—20 Uhr) mit 1 Kurztag (12—20 Uhr).

mehr Stunden später einsetzt als der Langtag, wenn also infolge der Nachwirkung des Lichtes vom Vortage die extreme Tagstellung schon erreicht bzw. überschritten ist? (In der Regel wird ja 12 Stunden nach dem Nachtmaximum wieder eine extreme Tagstellung angestrebt.)

Abb. 9 mit einem Ausschnitt aus der 11tägigen Kurve 317 zeigt die Blattbewegung in einem solchen Rhythmus. Während der Langtag um 6 Uhr einsetzte, begann der Kurztag erst um 12 Uhr. An den Kurztagen war bei der Lichteinschaltung die extreme Tagstellung schon ganz oder fast ganz erreicht oder sogar schon überschritten; bei den immer vorhandenen Oszillationen ließ sich der genaue Punkt nicht immer absolut sicher erkennen. Offenbar ging aber auch von diesem „spät" einsetzenden Licht noch ein starker Einfluß auf die Blattbewegung aus. In dem hier abgebildeten Ausschnitt stieg nach Kurztagsbeginn die Kurve etwas an. An den anderen Kurztagen dieses

Versuchs 317 und auch bei den anderen in diesem Rhythmus registrierten Kurven verharrte das Blatt aber meistens — mehr oder weniger große Oszillationen ausführend — während des 8stündigen Kurztages und manchmal noch darüber hinaus in der Tagstellung. Das Nachtmaximum der Kurztage jedoch lag im Mittel zwischen 3 und 4 Uhr; das heißt aber, daß das Nachtmaximum nicht allein von diesem Kurztagslicht bestimmt wurde, denn dann hätte das Blatt um 5—6 Uhr seine Nachtstellung erreichen müssen, sondern es wurde ganz offensichtlich noch von dem frühen Einsatz des vorangegangenen Langtags mit beeinflußt.

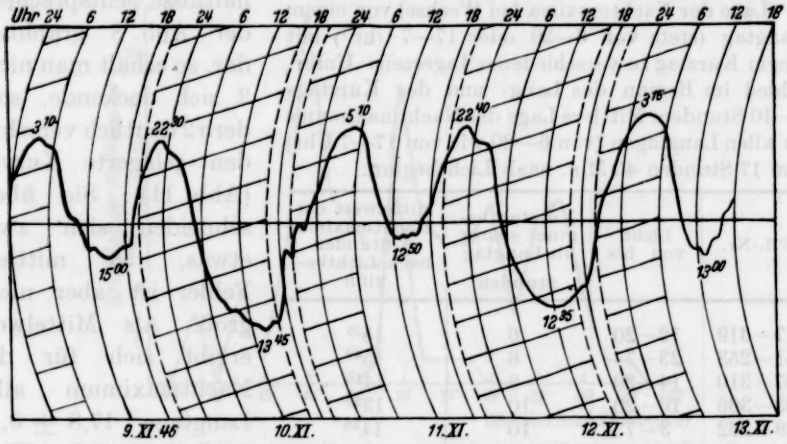


Abb. 10. Bewegungsverlauf im Wechsel von 1 Langtag (6—20 Uhr) mit 1 Kurztag (16—20 Uhr).

In Abb. 10, einem Ausschnitt der Kurve 305, sei noch ein anderes Beispiel aus dieser Versuchsgruppe wiedergegeben. Der Kurztag begann hier 10 Stunden später als der Langtag; bei Beginn des 4stündigen Kurztages war daher das Tagesextrem schon eindeutig überschritten. Die gesamten Lichtstunden fielen daher in den aufsteigenden Ast der Kurve. Die Wirkung des Kurztagslichtes wurde aber sichtbar in der Mitbestimmung des nächsten Nachtmaximums, das als Resultante zwischen den vom Langtag (um 23—24 Uhr) und vom Kurztag (um 9—10 Uhr) erstrebten Punkten im Mittel gegen 4—5 Uhr erreicht wurde. An den Langtagen fiel der Lichtbeginn um 6 Uhr wieder in den frühen Teil des abfallenden Kurvenastes. Auch hier war dieses frühe Licht (wie bei der vorigen Serie mit dem Wechsel von Lang- und Kurztagen) wieder allein maßgebend für die Blattbewegung des Tages.

Eine Zusammenstellung der Ergebnisse aller Versuche mit einer Verschiebung des Lichtbeginns am Kurztag um 6 oder mehr Stunden gegenüber dem Langtag enthält Tabelle 2.

Sie zeigt für die ganze Gruppe, daß die Lage der Nachtmaxima der Kurztage im Vergleich zu denen in Tabelle 1 verändert ist. Bei allen vorhergehenden Versuchen lag das Nachtmaximum stets im Mittel 17,5 Stunden nach dem Lichtbeginn. Bei diesen Versuchen wurden jedoch die Nachtextrempunkte der Kurztage schon früher, nämlich 14—15 Stunden nach dem Lichtbeginn erreicht. Sie waren also vorverlegt durch den Einfluß des an jedem zweiten Tag frühzeitig einsetzenden Langtages. Die Nachtmaxima der Langtage lagen dagegen wie in Tabelle 1 17—18 Stunden nach dem Tagesbeginn.

Tabelle 2.

Lage der Nachtmaxima bei Wechsel von einem Langtag (stets von 6—20 oder 17—7 Uhr[1]) mit einem Kurztag zu verschiedener Tageszeit. Unterschied im Beginn des Lang- und des Kurztags 6—10 Stunden. Mittlere Lage des Nachtmaximums an allen Langtagen (von 6—20 wie von 17—7 Uhr) um 17 Stunden 40 Min. nach Lichtbeginn.

Pfl.-Nr.	Licht von bis	Kurztag beginnt später als Langtag Stunden	Mittelwert der Nachtmaxima in Stunden nach Lichtbeginn
317—319	12—20	6	15^{25}
251—253	23—7	6	15^{40}
307—310	14—20	8	14^{10}
303—306	16—20	10	13^{20}
259—262	3—7	10	14^{20}

Stellt man die Verhältnisse entsprechend der Abb. 8 graphisch dar, so erhält man nicht 2 sich deckende, sondern 2 deutlich verschieden gelagerte Kurven (Abb. 11). Sie überschneiden sich zwar etwas, der mittlere Fehler ist aber nicht groß. Als Mittelwert ergibt sich für das Nachtmaximum aller Langtage 17,8 $\pm$ 0,18 (einfacher mittlerer Fehler) bzw. $\pm$ 0,54 (3facher mittlerer Fehler) und aller Kurztage 14,4 $\pm$ 0,17 (einfacher mittlerer Fehler) bzw. $\pm$ 0,51 (3facher mittlerer Fehler).

Zusammenfassend läßt sich also von dieser Gruppe sagen: *Beginnt der Kurztag 6—10 Stunden später als der Langtag, so bestimmen stets der Kurztag und der vorhergehende Langtag zusammen die Nachtstellung an den Kurztagen. Die Langtage, deren Beginn ja immer in den Anfangsteil des absteigenden Kurvenastes fällt, bestimmen auch hier ihr Nachtmaximum stets allein.*

c) 9stündiger Kurztag mit Zwischenbeleuchtung in der Dunkelphase.

Bei den vorstehend erörterten Versuchen wurde innerhalb einer vollen Schwingung — also von der extremen Nachtstellung des einen bis zu der des anderen Tages — nur *einmal* Licht geboten. In den

[1] Diese Versuche wurden in zwei Parallelreihen durchgeführt. Einmal wurde das Licht — wie üblich — am Tage gegeben, also der Langtag von 6—20 Uhr und die Kurztage dann entsprechend später. In der anderen Reihe aber waren die Pflanzen in ihrem Rhythmus so umgestellt, daß sie ihr Licht nachts erhielten. Der Langtag dauerte von 17—7 Uhr, und die Kurztage lagen später, so z. B. von 3—7 Uhr, wenn Lang- und Kurztagsbeginn 10 Stunden auseinanderlagen.

jetzt zu besprechenden Serien aber wurde in die 15stündige Nacht eines Kurztages eine $^1/_2$stündige Zwischenbelichtung — auch Störungslicht genannt — eingeschaltet. Die Pflanzen erhielten also innerhalb von 24 Stunden zweimal Licht, das Kurztags- und das Störungslicht. Die Intensität des Störungslichtes war dieselbe wie die des Kurztagslichtes (700—900 Lux). (Nur in einem Fall, bei dem Zwischenlicht nach der 6. Dunkelstunde, betrug die Intensität des Störungslichtes etwa das 4fache von der Stärke des Kurztagslichtes.) Das Zwischenlicht wurde 3, 5, 6, 7, 9, $9^1/_2$ und 11 Stunden nach Beginn der Dunkelperiode gegeben. Eine sehr wesentliche Änderung der Gesamtgestalt

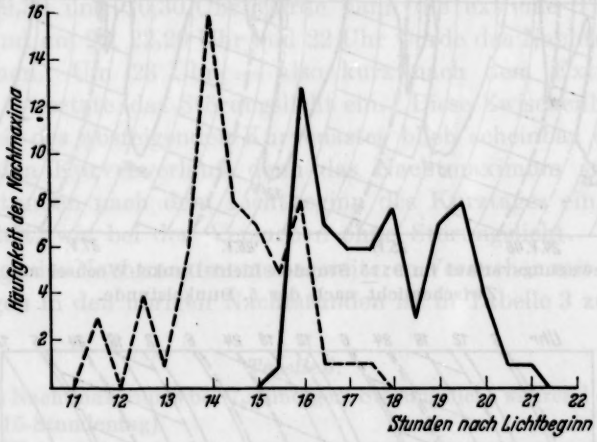


Abb. 11. Lage der Nachtmaxima aller Lang- (ausgezogene Linie) und aller Kurztage (gestrichelte Linie) aus dem Wechsel von 1 Langtag mit 1 Kurztag bei einem Unterschied der Lichtbeginne von 6—10 Stunden. (Abszisse = Anzahl der Stunden nach dem jeweiligen Lichtbeginn, Ordinate = Anzahl der Kurvenpunkte.)

der Kurven trat dadurch nicht ein, es genügt daher, einige wenige Beispiele zu zeigen.

Wurde das Störungslicht z. B. in der 5. Stunde gegeben, so ergab sich eine Kurve wie in Abb. 12 (Versuch 163b). Bei Einschalten des Kurztagslichtes morgens um 6 Uhr war das Blatt in der Bewegung zum Tagesextrem, das es an den aufeinanderfolgenden Tagen um 9.35 Uhr, 10.10 Uhr, 12 und 9.35 Uhr erreichte. Nach dem Einsetzen der Dunkelheit um 15 Uhr ging die Kurve steil in die Höhe, erreichte etwa eine Stunde später schon einen Höhepunkt und senkte sich dann wieder. Diese Zacke zu Beginn der Dunkelheit darf wohl als phototropische bzw. nach PFEFFER (1907) als helioskopische Reaktion der Pflanzen gedeutet werden[1]. Die Zacke trat auch bei den anderen Versuchen oft

[1] PFEFFER spricht bei diesen Zacken „von helioskopischen Reaktionen, deren schneller Eintritt es mit sich bringt, daß die von ihnen abhängige Blattsenkung schon 15—30 Min. nach der Verdunklung im Gang ist und nach 1—2 Stunden ihren Maximalwert erreicht".

auf, war aber bei den Versuchen mit Störungslicht besonders stark ausgeprägt; der Grund dafür konnte nicht ermittelt werden. In den

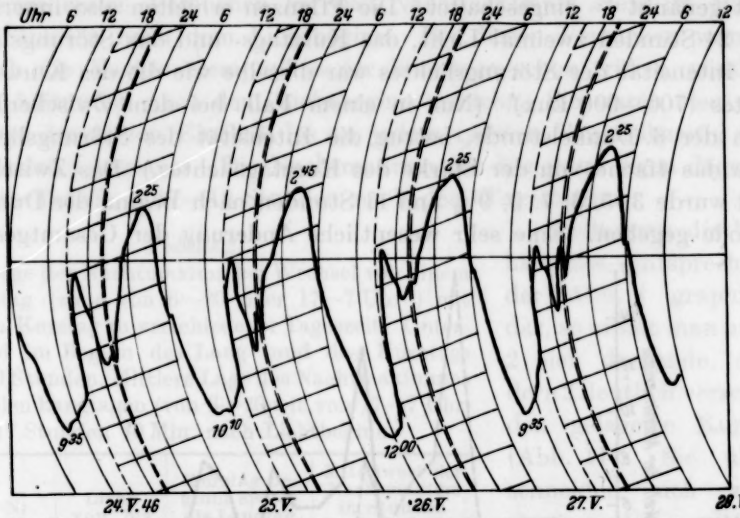


Abb. 12. Bewegungsverlauf im 9:15 Stunden Licht-Dunkel-Wechsel mit $^1/_2$stündigem Zwischenlicht nach der 5. Dunkelstunde.

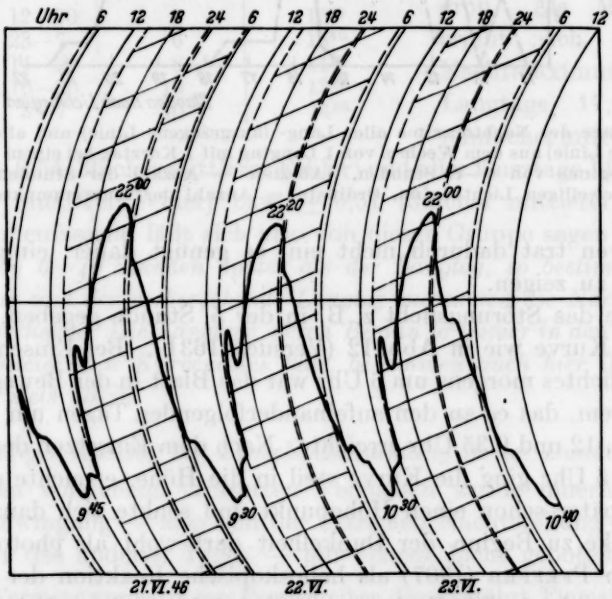


Abb. 13. Bewegungsverlauf im 9:15-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel mit $^1/_2$stündigem Zwischenlicht nach der 9. Dunkelstunde.

weiteren Kurvenanstieg fiel dann die $^1/_2$ stündige Zwischenbelichtung. Das Nachtmaximum wurde am ersten Tage um 2.25 Uhr erreicht.

Bei den anderen 3 Pflanzen, die gleichzeitig mit im Versuch waren, lag es zu ähnlichen Zeiten, woraus als Mittelwert aus 35 registrierten Kurvenpunkten 19 Stunden 50 Min. nach Lichtbeginn als Zeitpunkt für das Nachtmaximum errechnet wurde. Bei den Versuchen ohne Störungslicht lag das Nachtmaximum $17^1/_2$ Stunden nach dem Lichtbeginn; es trat durch die Störungsbeleuchtung in der 5. Nachtstunde also verspätet ein, und zwar um etwa $2^1/_3$ Stunden.

Während bei Versuch 163 B das Zwischenlicht in den aufsteigenden Ast der Kurve fiel, traf es in Versuch 186 den Anfangsteil des Kurvenabstiegs (Abb. 13). Das Kurztagslicht setzte morgens um 5 Uhr ein. Zwischen 9.30 und 10.30 Uhr wurde dann die extreme Tagstellung erreicht, und um 22, 22.20 Uhr und 22 Uhr wurde das Nachtmaximum eingenommen. Um 23 Uhr — also kurz nach dem Extrempunkt der Nacht — setzte das Störungslicht ein. Diese Zwischenbelichtung im Frühteil des absteigenden Kurvenastes blieb scheinbar ohne Einfluß auf den Kurvenverlauf, denn das Nachtmaximum stellte sich etwa 17 Stunden nach dem Lichtbeginn des Kurztages ein, also zur gleichen Zeit, wie bei den Versuchen ohne Störungslicht.

Die Lage des Nachtmaximums bei weiteren Versuchen mit Störungsbelichtungen in den übrigen Nachtstunden ist in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3.

Lage des Nachtmaximums bei $^1/_2$stündigem Störungslicht während der Dunkelperiode (9 : 15-Stundentag).

Zeitpunkt des Störungslichtes nach Beginn der Dunkelheit	Pfl.-Nr.	Nachtmaximum nach dem Kurztagsbeginn in Stunden	Verzögerung des Nachtmaximums in Stunden
Ohne Störungslicht	—	um 17^{30}	
3 Stunden	159—162	„ 19^{25}	
5 „	163B—166B	„ 19^{50}	2—3
6 „	192—194	„ 19^{55}	
7 „	167—170	„ 20^{15}	
9 „	183—186	„ 17^{20}	
$9^1/_2$ Stunden	203—205	„ 18^{30}	
11 Stunden	171—174	„ 17^{10}	

Sie zeigt, daß die Ergebnisse dieser Versuchsgruppe untereinander nicht ganz übereinstimmten. Wenn das Störungslicht in die 3. bis 7. Dunkelstunde fiel und dadurch in den ansteigenden Teil der Kurve traf, rief es eine Verzögerung des Kurvenmaximums um 2—3 Stunden hervor. Sehr deutlich ist das auch aus Abb. 14 zu ersehen, in der die Häufigkeit der nächtlichen Maxima in den verschiedenen Stunden seit dem Beginn der Hauptbelichtung (Kurztag) graphisch dargestellt ist. Die größte Häufigkeit liegt zwischen 20 und 21 Stunden. Das

Mittel aus allen Werten ist 19,85 ± 0,36 (3facher mittlerer Fehler) gegenüber 17,5 ± 0,39 ohne Störungslicht. Allerdings ist die Wirkung des Störungslichtes nicht ebenso stark wie die der Hauptbelichtung, denn sonst müßte der Nachtextrempunkt nicht 2—3, sondern 6 bis 8 Stunden später auftreten als beim normalen Kurztag.

Fällt das Störungslicht dagegen erst nach der 9., $9^1/_2$. oder 11. Nachtstunde ein, dann trifft es das Nachtmaximum oder den abfallenden Teil der Kurve. Solches Störungslicht hatte keine eindeutige Veränderung der Lage der Extrempunkte zur Folge. Zwar lagen die Nachtmaxima bei dem Störungslicht nach der 9., $9^1/_2$. und 11. Dunkelstunde nicht auf genau den gleichen Punkten; die Abweichungen von unserem Standardmittelwert waren jedoch nicht so groß, um mit Sicherheit einen Unterschied behaupten zu können.

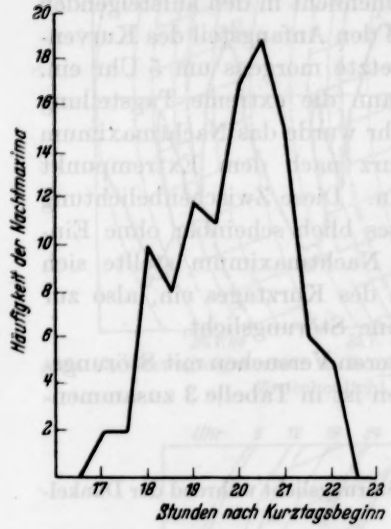


Abb. 14. Streuung der Nachtmaxima aller im 9:15-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel mit Zwischenlicht nach der 3.—7. Dunkelstunde registrierten Kurven. (Abszisse = Anzahl der Stunden nach dem Lichtbeginn des 9stündigen Kurztages, Ordinate = Anzahl der Kurvenpunkte.)

3. Zyklusdauer kürzer oder länger als 24 Stunden.

a) Kurzzyklen.

Unter Kurzzyklen sollen hier solche verstanden werden, bei denen die Zeit von einem bis zum nächsten Lichtbeginn kürzer als 24 Stunden ist.

Der kürzeste registrierte Zyklus hatte 12 Stunden Dauer und bestand in 6 Stunden Licht und 6 Stunden Dunkelheit. Von diesem 12stündigen Zyklus bis zum normalen 24stündigen wurden im Abstand von 2 Stunden alle Zwischenstufen durchgeführt (12, 14, 18 usw.). In den meisten Fällen waren dabei die Zyklen in gleiche Hälften von Licht und Dunkelheit geteilt.

α) Die Blattbewegung folgt nicht dem Licht-Dunkel-Wechsel. Schon PFEFFER (1907) und KLEINHOONTE (1932) haben Pflanzen im Wechsel von 6 Stunden Licht und 6 Stunden Dunkelheit schreiben lassen und stimmen überein in der Beobachtung, daß die Blattbewegung unabhängig von diesem schnellen Beleuchtungswechsel angenähert im normalen 24-Stunden-Tagesrhythmus fortgesetzt wird. Auch bei unseren eigenen Versuchen wurde teilweise die gleiche Beobachtung gemacht. Die 24stündigen Tagesbewegungen wurden aber nur eine Zeitlang normal ausgeschwungen. Nach 5—6 Versuchstagen waren

merkliches Kleinerwerden der Amplitudenhöhe, Unregelmäßigkeiten in den Kurvenextrempunkten und das Auftreten mannigfaltiger Sekundärschwankungen bis zum gänzlichen Aufhören einer klaren Tagesbewegung zu beobachten. Ähnliche Beobachtungen machte auch PFEFFER (1907).

Während 4 von 7 Kurven so verliefen, führten 3 Pflanzen, die zusammen in einem anderen Versuch standen, abweichende Bewegungen

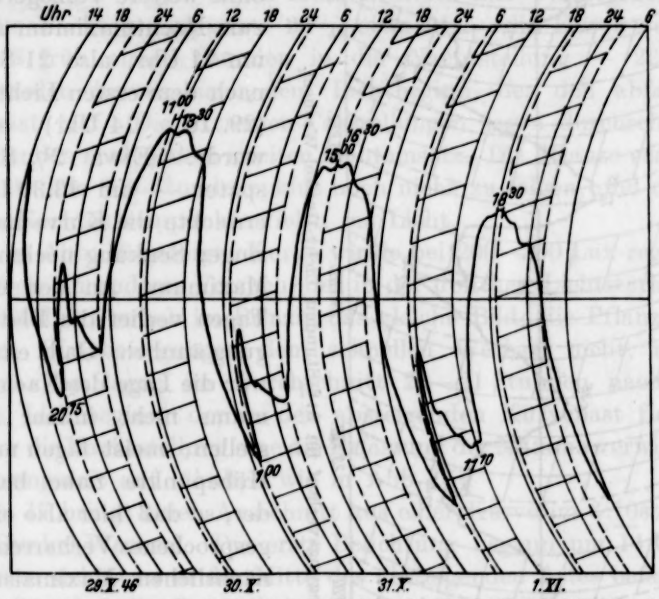


Abb. 15. Bewegungsverlauf im 7:7-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel.

aus. Bei ihnen war die 24stündige Periodik in den Kurven durchaus nicht klar ausgedrückt. So lagen beispielsweise die Nachtgipfel an einem bestimmten Versuchstag 24 Stunden, an einem früheren aber 34 Stunden voneinander entfernt. Eine Erklärung für diese Abweichung kann nicht gegeben werden. Offenbar sind die Zyklenverhältnisse hier so nahe an der Grenze der für eine *Phaseolus*pflanze noch gerade tragbaren, daß nicht mehr jede Pflanze die Regeln einzuhalten vermag und das Ergebnis individuell verschieden ausfällt.

Bei einem anderen Versuch wurde den Pflanzen in steter Aufeinanderfolge 7 Stunden Licht und 7 Stunden Dunkelheit geboten. Abb. 15 zeigt einen Ausschnitt aus einer unter diesem Rhythmus zustande gekommenen Blattbewegung. Um 14 Uhr, bei Beginn der 7stündigen Lichtzeit, befand sich die Kurve am Anfang des absteigenden Astes (das Blatt hob sich also) und erreichte um 20.15 Uhr, also $6^1/_4$ Stunden nach dem Lichtbeginn, den Tagesextrempunkt. Bei

Einsatz der Dunkelheit ging die Kurve zunächst einmal in die Höhe, senkte sich dann aber bis zum Ende der 7stündigen Dunkelheit wieder, ohne jedoch noch einmal die Lage der extremen Tagstellung zu erreichen.

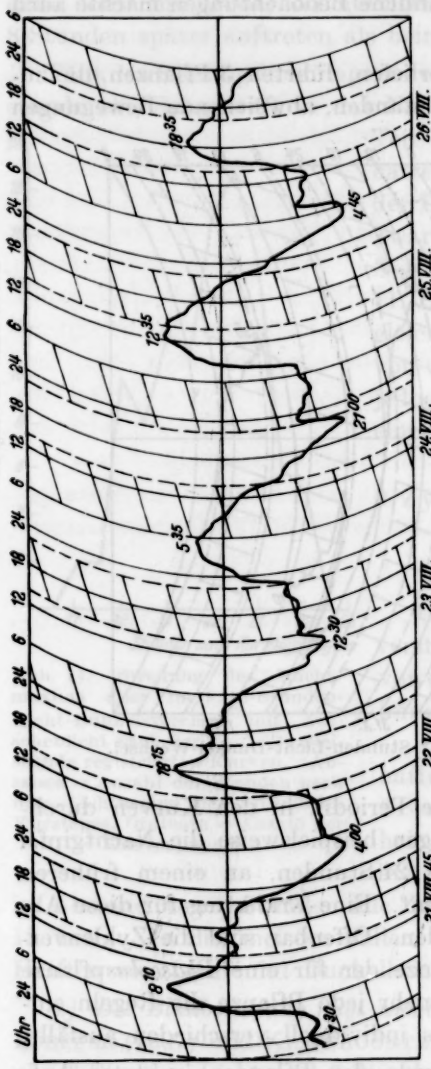


Abb. 16. Bewegungsverlauf im 8:8-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel.

Als dann um 4 Uhr in der Nacht wiederum Licht einsetzte, stieg die Kurve dann (das Blatt senkte sich also) ohne weitere Verzögerung bis zum Nachtmaximum an, das um 11 Uhr, also 21 Stunden nach dem ersten Lichtbeginn (29. 10., 14 Uhr) erreicht wurde. Etwa $2^1/_2$ Stunden später — um 13.30 Uhr — erreichte die Kurve nach geringer Senkung nochmals ein Maximum. An den übrigen Tagen verlief die Blattbewegung ähnlich. Ganz eindeutig war die Lage des Nachtmaximums nicht immer festzustellen; meist lagen mehrere Höhepunkte nahe beieinander, so daß hier also ein ausgesprochenes Verharren in der nächtlichen Maximalstellung vorlag.

Dieses Verharren in der Nachtstellung war überhaupt eine Eigenart dieser Kurzzyklen, deren schnellem Wechsel von Licht und Dunkelheit die *Phaseolus*blätter nicht zu folgen vermochten.

Auch bei den 16-Stunden-Zyklen fiel diese Besonderheit teilweise auf. Diese Zykluslänge, der wir uns jetzt zuwenden, war aufgeteilt in die Rhythmen 8:8, 6:10 und 4:12.

Abb. 16 bringt einen Ausschnitt aus einer Kurve, die im 8:8-Stunden-Zyklus geschrieben wurde. Sie zeichnet sich durch klare Lage der extremen Tag- und Nachtstellung aus. Mit der Registrierung der Bewegung wurde um 22 Uhr, mit dem Einsetzen der 8stündigen Dunkel-

heit, begonnen. (Die Pflanze war vor Versuchsbeginn schon in diesem Rhythmus; sie hatte also am 20. 8. von 14—22 Uhr im Licht gestanden.) In der Mitte der Dunkelperiode (20. 8.) ging die Kurve in die Höhe, und sie führte ihren Anstieg auch noch nach dem Einsetzen der Belichtung um 6 Uhr (21. 8.) fort bis zum Nachtmaximum, das um 8.10 Uhr — das sind 18 Stunden nach dem Lichtbeginn vom Vortage (14 Uhr am 20. 8.) — also erst in der Lichtperiode — erreicht wurde. An den übrigen Tagen, deren Kurvenverlauf hier wiedergegeben ist, lagen die Nachtextrempunkte $20^1/_4$, etwa 21 — die Kurve verharrte am 24. 8. früh einige Stunden in der Nachtstellung — $22^1/_2$ und $20^1/_2$ Stunden jeweils nach dem Lichtbeginn, der den abfallenden Kurvenast traf. Die extremen Tagstellungen lagen durchschnittlich 6—7 Stunden nach jedem zweiten Lichteinsatz. Die Pflanze vermochte also auch dem 8:8-Stundenzyklus noch nicht zu folgen, und die Tag- wie die Nachtextrempunkte fielen ins Licht.

Die in Abb. 16 gezeigte Kurve wurde bei 200—300 Lux registriert. Aber auch ein anderer Versuch, der in der üblichen Lichtstärke stand (600—900 Lux), ergab im Prinzip das gleiche Bild; die Pflanze folgte in ihren Blattbewegungen dem schnellen Wechsel nicht, und die Nachtmaxima lagen im Durchschnitt 20—21 Stunden nach jedem zweiten Lichtbeginn, der in den absteigenden Kurvenast fiel. Nur wies hier die Nachtstellung eine die Erfassung der Maxima verwischende Verharrungszeit auf (ähnlich wie in Abb. 15).

Abb. 17 bringt einen Ausschnitt aus einer Kurve im 6:10stündigen Licht-Dunkel-Wechsel. Die erste Belichtung begann um 14 Uhr, als die Kurve sich etwa in der Mitte des absteigenden Astes befand. Als nach 6 Stunden die Dunkelheit einsetzte (um 20 Uhr also), war die extreme Tagstellung erreicht, und gleich danach setzte der Kurvenanstieg ein, der dann auch während der 10stündigen Dunkelheit und während der anschließenden Belichtung (um 6 Uhr beginnend) fortgeführt wurde. Während letzterer wurde um 10.30 Uhr — das sind $20^1/_2$ Stunden nach dem ersten Lichtbeginn um 14 Uhr am 22. 8. — dann das Nachtmaximum (die tiefste Blattstellung) eingenommen. Gleich darauf änderte sich dann erneut die Bewegungsrichtung des Blattes, die Kurve senkte sich während der ganzen anschließenden Dunkelheit, zunächst noch durch einige Oszillationen etwas verzögert; und als um 22 Uhr erneut die 6stündige Lichtperiode einsetzte, befand sich die Kurve wie am 22. 8. wieder in der Mitte des absteigenden Kurvenastes. An den 3 folgenden Tagen war der Kurvenverlauf ähnlich. Am 2. Tag wurde das Nachtmaximum 20, am folgenden Tag etwa 19 Stunden nach dem Lichtbeginn, der in den Kurvenabstieg fiel, erreicht.

Auch bei der Aufteilung des 16-Stunden-Zyklus in 4 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit stimmte der Kurvenverlauf in den

wesentlichen Punkten mit dem in Abb. 16 und 17 gezeichneten überein. Nur war hier wieder die genaue Bestimmung der Lage der Nachtextrempunkte durch Verharren in der Nachtstellung erschwert.

Zu erwähnen bleibt an dieser Stelle noch, daß vereinzelte Pflanzen in ihren Blattbewegungen dem 16stündigen Gesamtzyklus andeutungsweise folgten. Bei jedem Lichtbeginn war dann eine Kurvensenkung, während der Dunkelheit ein Anstieg der Kurve zu beobachten. Doch die Beispiele hierfür waren ganz vereinzelt, die Kurven waren dann auch unregelmäßig und von vielen Zacken überlagert.

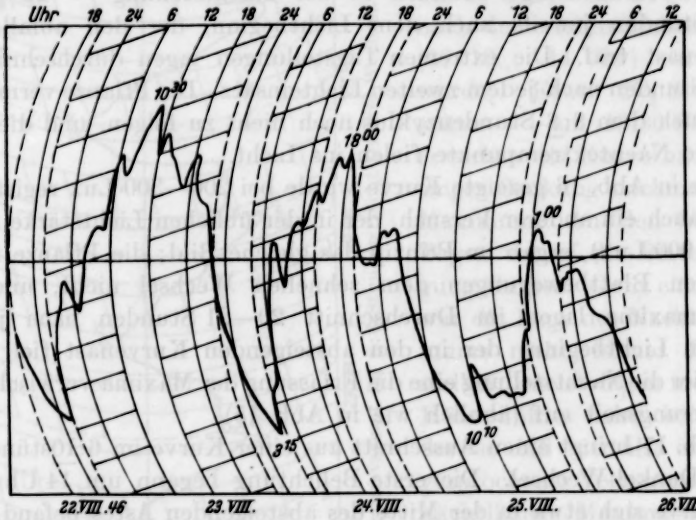


Abb. 17. Bewegungsverlauf im 6:10-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel.

Allgemein können wir festhalten, daß dann, wenn der Zyklus hinreichend kurz war (untersucht wurden Zyklen von 12, 14 und 16 Stunden Gesamtlänge), die Blätter von *Phaseolus* dieser schnellen Aufeinanderfolge von Licht und Dunkel nicht folgen konnten. Es kam dann eine Blattbewegung zustande, bei der die Dauer einer Schwingung — die Zeit also von dem einen bis zum nächsten Nachtmaximum — etwa das doppelte des gebotenen Zyklus betrug. So bewegte sich das Blatt bei dem 6:6stündigen Licht-Dunkel-Wechsel im 12:12, beim 7:7stündigen Wechsel im 14:14-Stundenrhythmus usw. Dabei traf das Licht des ersten Zyklus jeweils den abfallenden, ein Teil oder das gesamte Licht jedes zweiten Zyklus dann den aufsteigenden Kurvenast (also das Blatt während seiner Senkung).

β) Die Blattbewegung folgt dem Licht-Dunkel-Wechsel. Anders war das Bild im 18stündigen oder längeren Zyklus (bis 22 Stunden einschließlich). In Abb. 18 (10:10) beginnt die Registrierung etwa in

der Mitte der 10stündigen Lichtperiode. Das Tagesextrem wurde am ersten registrierten Tag $6^1/_2$ Stunden, an den übrigen Tagen $7^1/_2$, 7 und nahezu 5 Stunden nach dem Lichtbeginn erreicht, während die maximale Nachtstellung 18, 19, $18^1/_2$ und 18 Stunden nach dem Lichtbeginn, der immer in den frühen Teil des absteigenden Kurvenastes (also in die Zeit der beginnenden Blatthebung) fiel, eingenommen wurde.

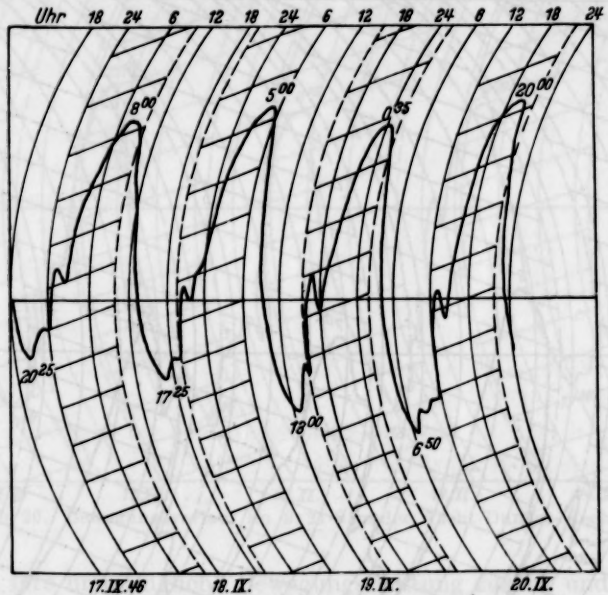


Abb. 18. Bewegungsverlauf im 10:10-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel.

Ähnlich regelmäßig reagierten die Pflanzen auch im 9:9- und 11:11stündigen Rhythmus, so daß auf eine Kurvenwiedergabe verzichtet werden kann; die mittlere Lage des Nachtmaximums ist aus Tabelle 4 ersichtlich.

Tabelle 4. *Lage der Nachtmaxima bei einigen Kurzzyklen.*

Rhythmus	Pfl.-Nr.	Lage des Nachtmaximums nach Lichtbeginn in Stunden
9:9	28,61—63	17^{05}
10:10	255—258	18
11:11	247—250	18^{20}

Die Nachtmaxima wurden 17—$18^1/_2$ Stunden nach dem Lichtbeginn erreicht. In diesen Rhythmen, deren Zyklenlänge 18 Stunden betrug oder überschritt, hatten die Blätter also ihre extremen Nachtstellungen schon erreicht bzw. überschritten, wenn das Licht des zweiten Zyklus begann.

Die Pflanzen können also auch Perioden, die kürzer als 24 Stunden sind, mitschwingen. Die Grenze der Anpassungsmöglichkeit lag in unseren Versuchen beim 18-Stunden-Zyklus. Der Lichtbeginn, der bei diesen Rhythmen stets in den Anfangsteil der Kurvensenkung fiel, bestimmte die Bewegung neu.

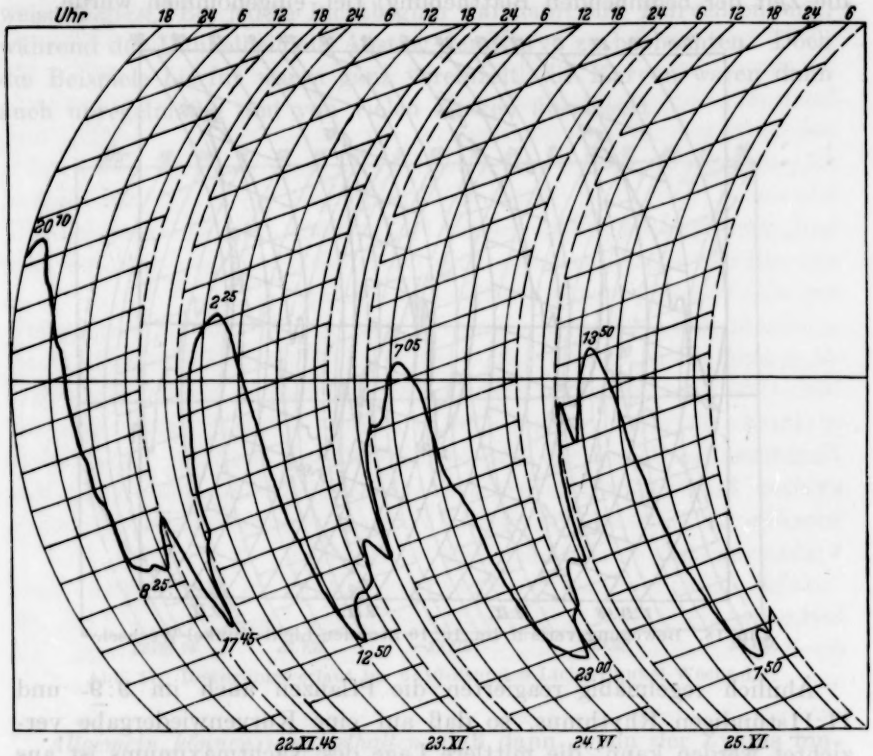


Abb. 19. Bewegungsverlauf im 6:24-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel.

b) Langzyklen.

Zyklen, die die 24stündige Tageslänge überschreiten, haben schon früher interessiert; so hat z. B. PFEFFER *Phaseolus vitellinus* im 18:18stündigen Licht-Dunkel-Wechsel beobachtet, und KLEINHOONTE hat die Blattbewegung von *Canavalia ensiformis* im 14:14, 16:16 und 18:18-Stundenrhythmus registriert. Wir haben diese Zyklen nicht wiederholt, sondern Messungen an 30- und 33stündigen Zyklen gemacht.

α) *Zykluslänge 30 Stunden.* Die 30 Stunden waren aufgeteilt in 6 Stunden Licht mit 24 Stunden Dunkelheit bzw. 9 Stunden Licht mit 21 Stunden Dunkelheit.

In Abb. 19 befand sich die Kurve der Pflanze Nr. 68 (6:24) an allen Versuchstagen zur Zeit des Lichteinfalls schon deutlich am Anfang

des aufsteigenden Kurvenastes, also im Übergang zur Nachtstellung; kurz nach Lichtbeginn erfolgte dann aber am 22. 11. eine beträchtliche, am 23. 11. eine geringere Kurvensenkung. Bald kehrte die Kurve

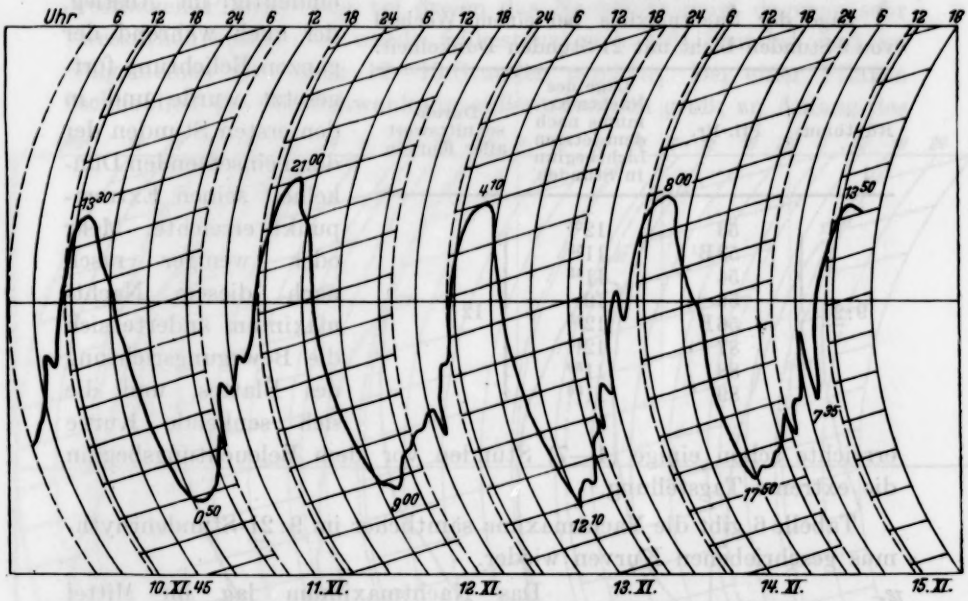


Abb. 20. Bewegungsverlauf im 9:21-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel.

jedoch in ihre ursprüngliche Bewegungsrichtung zurück und erreichte 12 Stunden 10 Min., 12 Stunden 25 Min., 11 Stunden 5 Min. und 11 Stunden 50 Min. — im Durchschnitt also etwa 12 Stunden — nach dem letzten Lichtbeginn die extreme Nachtstellung.

Tabelle 5 zeigt, daß alle 4 Pflanzen, die im 6:24-Stunden-Zyklus standen, ihr Nachtmaximum 11—12½ Stunden nach dem Lichtbeginn einnahmen, wobei im einzelnen ziemlich erhebliche Streuungen — stärker als die in Abb. 19 — auftraten. Der Tagesextrempunkt wurde, wenn er überhaupt als solcher ausgeprägt war und sich nicht statt dessen langes Verharren zeigte, einige (ungefähr 3—6) Stunden vor dem Lichtbeginn erreicht.

Tabelle 5.

Lage der Nachtmaxima bei einem Wechsel von 6 Stunden Licht mit 24 Stunden Dunkelheit.

Rhythmus	Pfl.-Nr.	Lage des Nachtmaximums nach dem letzten Lichtbeginn in Stunden	Durchschnittswert
6:24	45	11	11^{40}
	48	12^{50}	
	68	11^{45}	
	69	11^{10}	

Über die Verhältnisse beim 9:21-Stundenrhythmus gibt Abb. 20 Aufschluß. Die Kurve beginnt mit Einsatz des 9stündigen Lichtes; sie befand sich schon eindeutig im Anstieg, der auch während der ganzen Belichtung fortgesetzt wurde und in den ersten Stunden der dann einsetzenden Dunkelheit seinen Extrempunkt erreichte. Mehr oder weniger rasch nach diesem Nachtmaximum änderte sich die Bewegungsrichtung des Blattes, und die sich senkende Kurve erreichte schon einige (4—7) Stunden vor dem Beleuchtungsbeginn die extreme Tagstellung.

Tabelle 6.

Lage der Nachtmaxima bei einem Wechsel von 9 Stunden Licht mit 21 Stunden Dunkelheit.

Rhythmus	Pfl.-Nr.	Lage des Nachtmaximums nach dem letzten Lichtbeginn in Stunden	Durchschnittswert aller Kurven
9:21	53	12^{05}	12
	53 B[1]	11^{55}	
	54	11^{55}	
	56	12	
	56 B	12^{15}	
	87	12^{45}	
	88	11^{50}	
	89	11^{50}	

Tabelle 6 gibt die Nachtmaxima sämtlicher im 9:21-Stundenrhythmus geschriebenen Kurven wieder.

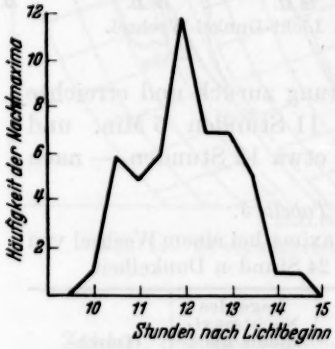


Abb. 21. Streuung der Nachtmaxima aller im 9:21-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel registrierten Kurven. (Abszisse = Anzahl der Stunden nach dem letzten Lichtbeginn, Ordinate = Anzahl der Kurvenpunkte.)

Das Nachtmaximum lag im Mittel 12 Stunden nach dem Beleuchtungsbeginn (vgl. Abb. 21). Die gesamten Kurven waren recht einheitlich, obwohl sie aus verschiedenen Serien stammten, bei denen die Belichtungsbedingungen variierten.

β) Zykluslänge 33 Stunden. Der 33-Stundenzyklus war aufgeteilt in 9 Stunden Licht mit 24 Stunden Dunkelheit und in 11 Stunden Licht mit 22 Stunden Dunkelheit.

Abb. 22 enthält einen Ausschnitt aus dem Rhythmus 9:24. An allen Versuchstagen wurde das Nachtmaximum eindeutig bei Einsatz der Dunkelheit erreicht, d. h. 9 Stunden nach dem Lichtbeginn. Das Tagesextrem wurde 5—7 Stunden vor dem Lichteinsatz, also noch in der Dunkelperiode, erreicht, das 9stündige Licht fiel also immer in den aufsteigenden Kurvenast.

[1] Die B-Kurven wurden 2—3 Wochen nach dem Beginn des Rhythmus registriert. Der Versuch dauerte hier über 3 Wochen.

So regelmäßig verliefen nun allerdings nicht alle Kurven. Immerhin war bei 5 von 9 aufgenommenen eine Häufung der Lage des Nachtmaximums etwa 9 Stunden nach Lichtbeginn erkennbar. Bei den restlichen Pflanzen lag bei dreien das Nachtmaximum dagegen sehr wesentlich später; es wurde frühestens nach $10^1/_2$ Stunden und im allgemeinen erst nach 12—13 Stunden erreicht. Bei einer Pflanze schließlich war die Schwankung außerordentlich groß; zu Anfang des

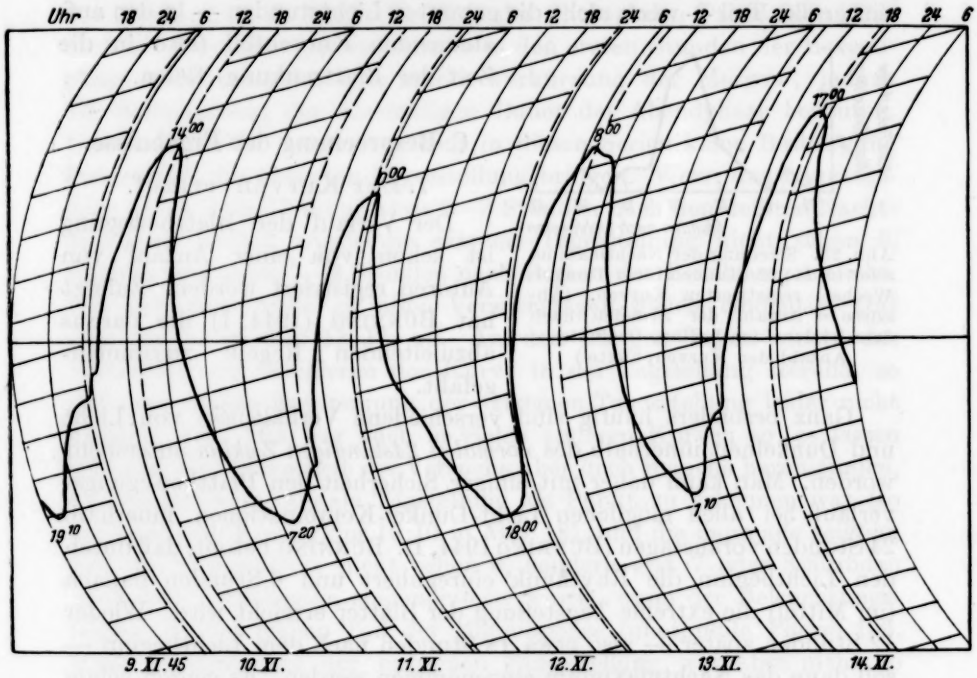


Abb. 22. Bewegungsverlauf im 9:24-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel.

Versuchs lag das Nachtmaximum 14 Stunden nach dem Lichtbeginn, am Ende wurde es schon nach 8 Stunden erreicht. Bei diesen äußerst großen Streuungen war es nicht möglich, einen Mittelwert für die Lage des Nachtmaximums zu ermitteln.

Der 9:24-Stundenrhythmus wurde immer wieder beobachtet, in verschiedenen Räumen, zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Lichtintensitäten (300 und 700 Lux). Aber jedesmal traten die gleichen Schwankungen auf.

Der 33stündige Zyklus wurde außerdem auch noch aufgeteilt in 11 Stunden Licht und 22 Stunden Dunkelheit. Hier war das Versuchsergebnis eindeutiger. Die Nachtextrempunkte häuften sich (Abb. 23) ganz eindeutig zwischen der 13. und 14. Stunde nach Lichtbeginn.

Die Ergebnisse bei den Langzyklen sind also weniger befriedigend als bei den kurzfristigeren Licht-Dunkelversuchen. Nicht immer (so bei 9:24) ließ sich ein klares Bild der Blattbewegung erhalten. Die Gesamtlänge des Zyklus und vielleicht auch das Verhältnis von Licht zu Dunkelheit scheinen eine Rolle zu spielen (bei 9:24 unklare Lage des Nachtmaximums, bei 11:22 diese jedoch eindeutig). Eines jedoch steht eindeutig fest, daß nämlich bei allen registrierten Langzyklen ein großer Teil — wenn nicht die gesamten Lichtstunden — in den aufsteigenden Kurventeil (also in die Zeit der Blattsenkung) fielen.

Abb. 23. Streuung der Nachtmaxima aller im 11: 22-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel registrierten Kurven. (Abszisse = Anzahl der Stunden nach dem letzten Lichtbeginn, Ordinate = Anzahl der Kurvenpunkte.)

C. Besprechung der Ergebnisse.

1. Der Kurvenverlauf.

Der Verlauf der Blattbewegung ist schon von einer Anzahl von Autoren registriert worden. Zuletzt hat BÜNNING (1944, I) die daraus abzuleitenden Regeln zusammengefaßt.

Ganz besonders häufig sind verschiedene Verhältnisse von Licht und Dunkelheit innerhalb des *normalen 24stündigen Zyklus* untersucht worden. Man kann daher mit einiger Sicherheit den Blattbewegungsverlauf bei allen möglichen Licht-Dunkel-Kombinationen innerhalb 24 Stunden voraussagen (BÜNNING 1944, I). BÜNNING betont, daß durch den Lichtbeginn die Rhythmik einreguliert und 6 Stunden danach (im Mittel) die extreme Tagstellung der Blätter erreicht wird. Wieder 12 Stunden später — also etwa 18 Stunden nach dem Lichtbeginn — soll dann das Nachtmaximum eingenommen werden. Es genügt schon eine kurze Beleuchtung (nach KLEINHOONTE bei *Canavalia* schon 1 Min. bei entsprechend hoher Intensität des Lichtes), um den Rhythmus in Gang zu bringen.

Die vorstehend geschilderten Untersuchungen haben in großen Zügen das gleiche Bild ergeben, jedoch waren in Einzelheiten auch Abweichungen vorhanden. Der Kurvenverlauf in den der normalen Tagesdauer entsprechenden 24stündigen Zyklen war — gleichgültig, in welchem Verhältnis Licht und Dunkelheit zueinander standen (kürzere Lichtzeiten als 1 Stunde wurden nicht untersucht) — immer so, daß der Beginn der täglichen Belichtung *stets* etwa in der Mitte der Morgenphase[1], also etwa zur Zeit der größten Blatthebungsgeschwin-

[1] Morgen- oder photophile Phase nennt BÜNNING die mit Blatthebung (Kurvensenkung) verbundene Periode von der extremen Nacht- bis zur extremen Tagstellung; die Periode der Blattsenkung wird als Abend- oder skotophile Phase bezeichnet.

digkeit, lag. Die *extreme Tagstellung* wurde jedoch in den meisten Fällen schon etwa 3 Stunden nach dem Lichtbeginn erreicht und dann etwa 6—9 Stunden beibehalten, so daß also der sichtbare Übergang in die Abendphase, d. h. die Blattsenkung (Kurvenanstieg), erst 9—12 Stunden nach dem Beleuchtungsbeginn einsetzte. Das Tagesextrem lag also wie bei BÜNNING etwa 6 Stunden nach Beleuchtungsbeginn. Diese Lage soll nach BÜNNING auch dann zutreffen, wenn der Lichtbeginn in den frühen Teil der photophilen Phase fällt. Das muß bei Beleuchtungseinschaltung in den ersten Stunden der Morgenphase aber natürlich eine starke Verkürzung der Morgen-, jedoch die Beibehaltung der 12stündigen Dauer der Abendphase bedeuten. Unsere Versuche konnten jedoch in diesen Serien keine Bestätigung hinsichtlich der höchsten Tagesstellung bringen. Wenn das Langtagslicht wie in Abb. 10 schon etwa 2—3 Stunden nach dem letzten Nachtmaximum einfiel, wurde die extreme Tagesstellung nicht schon 6, sondern erst etwa 7—9 Stunden nach Beginn der Belichtung erreicht. Das war zwar nicht an allen Versuchstagen gleich eindeutig, traf aber am 7., 9. und 13. 11. zu. An den übrigen Tagen wirkte das Verharren und Oszillieren der Kurve in der Tagstellung störend, so daß eine exakte Bestimmung der extremen Tagesstellung leider nicht möglich war. Das war auch in vielen anderen Kurven so; es lassen sich aus der Gesamtheit der Versuche aber doch manche herausfinden, bei denen die maximale Tagstellung als Punkt zu erkennen war (so auch bei dem Kurzzyklus 10:10 in Abb. 18), und die dann alle zeigten, daß das Tagesextrem nicht schon 6, sondern erst 7 oder 8 Stunden nach dem Lichtbeginn eingenommen wurde, wenn der Beleuchtungsbeginn in den frühen Teil der Morgenphase (photophile Phase) fiel. Diese Verschiebung der extremen Tagesstellung war aber nicht so stark, daß nicht trotzdem die Gesamtlänge der photophilen Phase durch frühzeitigen Lichteinfall abgekürzt wurde; verlängert wurde lediglich der im Licht ablaufende Teil der Morgenphase.

Die *extreme Nachtstellung*, die tiefste Stellung des Blattes, wurde nach unseren Beobachtungen und der Berechnung des Mittelwertes bei allen normalen 24stündigen Rhythmen $17^1/_2$ Stunden nach dem Beleuchtungsbeginn eingenommen. Im einzelnen war jedoch die Lage des Nachtextrempunktes großen Schwankungen unterworfen. Er lag nicht nur bei verschiedenen Pflanzen zu sehr verschiedenen Zeiten, sondern konnte auch bei ein und derselben Pflanze von einem zum anderen Tag um mehrere Stunden verschoben sein. Daraus ergibt sich aber, daß der Übergang von der Morgen- zur Abendphase und umgekehrt, so weit er sich in der Blattbewegung widerspiegelt, keine völlig feste Lage hat sondern sich von einem zum anderen Tag verschieben kann.

Wenn der Lichtbeginn, der bei den Normalrythmen also etwa in der Mitte der Morgenphase liegt, die Blattbewegung immer so einreguliert, daß im Mittel 17—18 Stunden danach ein Nachtmaximum liegt, so muß das Blatt in diesem Zeitpunkt eine Sensibilität zur Herbeiführung dieser Reaktion aufweisen. *Diese Empfindlichkeit war nun offenbar nicht auf diesen einen Zeitpunkt* (etwa die Mitte der Morgenphase) *beschränkt, sondern über nahezu die ganze Phase ausgedehnt.* Denn bei unseren Versuchen mit der Lang- und Kurztagsfolge (Kapitel 2bα) fielen die einzelnen Beleuchtungsbeginne etwa zwischen die zweite bis elfte Stunde nach dem Nachtextrempunkt (Tabelle 1), stets war aber die Wirkung des Lichtes die gleiche; die Blattbewegung stellte sich vollkommen auf den *letzten* Lichtbeginn um.

Erst wenn der zweite Lichtbeginn (Kurztagsbeginn im Wechsel von Lang- und Kurztag) *am* Tagesextrempunkt oder *nach* diesem lag, wenn das Licht also nicht mehr in der Morgen-, sondern in der Abendphase einsetzte, wurde das Nachtmaximum nicht mehr vom letzten Lichtbeginn allein, sondern als Resultante von den *zwei letzten* Lichtbeginnen bestimmt. Eine Resultantenwirkung bei der Bestimmung der Nachtextrempunkte hat erstmalig BÜNNING (1944, I) beschrieben. Sie tritt, wie unsere Versuche zeigten, aber nur dann auf, wenn der eine Lichtbeginn in die Morgen-, der zweite erst in die Abendphase des nächsten Tages fällt. Die gleiche Resultantenwirkung wird uns auch bei der Besprechung der Langrhythmen wieder begegnen, wo alle Lichtbeginne in die Abendphase fallen.

Früher Lichtbeginn am Anfang der photophilen Phase, der, wie oben erörtert wurde, höchstwahrscheinlich ein Hinausschieben des Tagesextrems bewirkte, blieb ohne Einfluß auf die Lage des Nachtmaximums. Dieses wurde immer 17—18 Stunden nach dem Lichtbeginn erreicht. Durch diesen frühen Lichteinfall muß also infolge der dadurch bedingten Verlängerung der Zeit vom Beleuchtungsbeginn bis zur extremen Tagstellung die Abendphase automatisch verkürzt werden. Wird also das Tagesextrem erst 8 Stunden nach Lichtbeginn erreicht, dann bedeutet das eine Verkürzung der Abendphase von 12 auf 10 Stunden.

Es ist also wahrscheinlich (als ganz sicher soll es wegen der nicht immer klaren Lage des extremen Tagespunktes noch nicht ausgesprochen werden), daß durch Beleuchtungsbeginn im frühen Teil der photophilen Phase die Länge sowohl der photophilen als auch der skotophilen Phase des folgenden Tages abgekürzt wird. Die Abkürzung des Gesamtzyklus auf weniger als 24 Stunden erfolgt also auf Kosten sowohl der Morgen- als auch der Abendphase.

Die *Kurzzyklen* zeigten einige Abweichungen von den von BÜNNING (1944, I) aufgestellten Regeln. Er gibt, gestützt auf Versuche von

KLEINHOONTE mit *Canavalia*, für die Kurztagspflanzen als Grenze der Zyklenlänge, die diese noch mitschwingen können, den 16-Stundenrhythmus an. Bei dem in den vorstehenden Versuchen gebrauchten *Phaseolus multiflorus* lag die Zyklenlänge, derem Licht-Dunkel-Wechsel die Pflanze noch zu folgen vermochte, eindeutig höher, nämlich erst bei 18 Stunden. Bei dem 16-Stunden-Zyklus, mochte er aufgeteilt sein in 8:8, 6:10 oder 4:12 Stunden, folgten die Pflanzen fast nie dieser schnellen Licht-Dunkel-Folge, sondern sie bewegten sich dann im 32-Stundenrhythmus.

BÜNNING (1944, I) zieht bei der Besprechung der SNYDERschen Versuche den Schluß, daß *kurze Lichtgaben*, die neben einer Hauptlichtperiode in die Dunkelperiode eingeschaltet werden, den Kurvenverlauf nicht wesentlich beeinflussen und bei Kurvenkonstruktionen vernachlässigt werden können. Unsere Versuche haben aber gezeigt, daß doch eine Wirkung vorlag, und zwar war sie offenbar verschieden je nachdem, ob das Licht die Abendphase (Kurvenanstieg) oder die Morgenphase (Kurvenabfall) traf. Bei letzterer schien das kurze Zwischenlicht tatsächlich ohne Einfluß auf den Kurvenverlauf zu sein, während es in der skotophilen Phase ganz eindeutig eine 2—3stündige Verzögerung des Nachtmaximums zur Folge hatte (Tabelle 3).

Diese 2-, meist 3stündige Hinausschiebung des Nachtmaximums war nun nicht nur bei den Rhythmen mit einer Zwischenbelichtung in der skotophilen Phase, sondern auch bei den *Kurzzyklen von 14 und 16 Stunden Dauer* zu beobachten. Die Erklärung dafür liegt offenbar in folgendem: Beide Rhythmen (Störungslichtgruppe wie 14- und 16-Stunden-Zyklus) stimmen, wenn sie sonst auch noch so verschieden sind, doch darin überein, daß sie täglich zwei Beleuchtungsbeginne, einen in der photophilen und einen auch in der skotophilen Phase haben. Wie verhalten sich nun diese beiden Lichtbeginne bei der Bestimmung der Blattbewegung? Beide Lichteinsätze (der in der photophilen und der in der skotophilen Phase) können den Kurvenverlauf nicht gleich stark beeinflussen. Denn in diesem Fall müßte — beispielsweise beim 8:8-Stunden-Zyklus und ebenso beim Zwischenlicht nach der 7. Dunkelstunde — das Nachtmaximum 8 Stunden später erreicht werden als bei den gewöhnlichen Tagesrhythmen.

Der Lichtbeginn des ersten Zyklus erstrebt nach 17,5, der des zweiten ebenfalls nach 17,5 Stunden ein Nachtmaximum. Da der Beginn des 2. Zyklus 16 Stunden später als der des 1. Zyklus liegt, wird auch die von ihm erstrebte Nachtstellung 16 Stunden später liegen. Wäre nun die Wirkung beider Lichtbeginne gleich stark, dann müßte das Nachtmaximum in der Mitte zwischen den beiden erstrebten Stellungen liegen, also 8 Stunden später als bei Normalrhythmen.

Tabelle 3, oberer Teil, und die Abb. 12, 16 und 17 zeigen jedoch keine 8-, sondern nur eine 2—3stündige Verzögerung des Nachtextrempunktes. Die Wirkung des Lichtes auf den Kurvenverlauf war also offensichtlich eine verschiedene, je nachdem ob dieses die photophile oder die skotophile Phase traf. *Der Lichtbeginn in der photophilen Phase hatte ganz deutlich einen weit stärkeren Einfluß* bei der Bestimmung des Nachtmaximums als der der skotophilen Phase, und zwar etwa im Verhältnis 5:1 zugunsten der photophilen Phase. Der tatsächlich erreichte Nachtextrempunkt lag nämlich dem von dem Licht der photophilen Phase erstrebten etwa 5mal näher als dem von dem Licht der skotophilen Phase bestimmten Nachtmaximum.

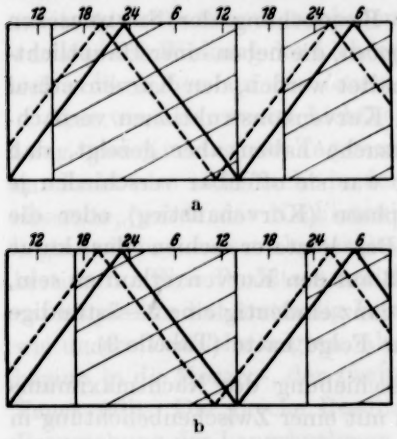


Abb. 24 a u. b. Schemata der Blattbewegung. a Im 6:24-, b im 9:21-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel.

Wenn also an ein und demselben Tag von zwei getrennten Lichtimpulsen der eine in die photophile und der andere in die skotophile Phase fällt, so übt das in die Morgenphase treffende Licht einen weit stärkeren Einfluß auf die Blattbewegung aus. *Die beiden Phasen sind also verschieden in ihrer Wirkung auf den Kurvenverlauf.*

Für die Blattbewegungen bei *Langrhythmen* hat BÜNNING (1944) folgende Gesetzmäßigkeit aufgestellt: die extreme Tagstellung wird immer 6 + 24 Stunden nach jedem Lichtbeginn eingenommen, die Nachtstellung jedoch ist die Resultante der von den 2 letzten Lichtbeginnen erstrebten Stellungen. Konstruiert man die entsprechenden Schemata für die beiden 30stündigen Zyklen (6:24 und 9:21), so erhält man die durchgehenden Kurven in Abb. 24; die in unseren Versuchen experimentell ermittelten Kurven sind daneben mit gestrichelten Linien eingetragen. Die Lage der Kardinalpunkte deckt sich also nicht vollständig, jedoch stimmt der Hauptbewegungsverlauf der experimentell gefundenen Kurven im wesentlichen mit dem BÜNNINGschen Schema überein. Bei dem 33-Stunden-Zyklus, besonders im 11:22stündigen Licht-Dunkel-Wechsel, deckte sich die Lage der Kurvenextrempunkte sogar genau mit dem BÜNNING-Schema.

2. BÜNNINGS Blühtheorie.

Zusammen mit der Aufstellung der grundlegenden Gesetzmäßigkeiten der autonomen Blattbewegungen (1944, I) und auch schon früher (1936) deutet BÜNNING diese Blattbewegungen als den sichtbaren

Ausdruck einer in den Pflanzen waltenden endogenen Rhythmik, die eine bedeutsame Rolle im Leben der Pflanze spielt und vor allem auch die Eigenart ihrer photoperiodischen Reaktionen erklären soll. BÜNNING (1946) hat seine Vorstellung in einer Figur (Abb. 3, S. 272) schematisch dargestellt, die in Abb. 25 wiedergegeben ist. Sie gilt für Kurztagspflanzen.

Die gestrichelte Linie bedeutet die Blattbewegung, die ausgezogene die endogene Rhythmik. Die Blattbewegung ist hier nicht invers, sondern naturgemäß aufgezeichnet; der aufsteigende Kurvenast bedeutet also die Blatthebung, der abfallende die Blattsenkung. An der ausgezogenen Kurve stellt der Kurventeil, der über der Horizontallinie liegt, die photophile Phase, der Teil darunter die skotophile dar.

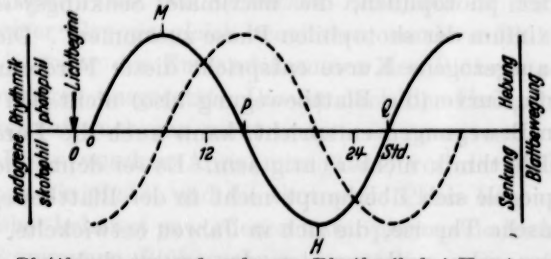


Abb. 25. Blattbewegung und endogene Rhythmik bei Kurztagspflanzen. (Nach BÜNNING 1946).

Die in Abb. 25 gezeichnete Blattbewegung läßt sich mit den vorstehend wiedergegebenen Kurven jedoch nicht in Einklang bringen. In allen unseren Kurven wurde — von Sonderfällen abgesehen — die tiefste Nachtstellung der Blätter völlig eindeutig etwa 18 Stunden nach Beleuchtungsbeginn eingenommen (in den die Bewegung der Blätter ja invers wiedergebenden Kurven der höchste Punkt). Dann setzte die Blatthebung ein. Wenn also im regelmäßigen Wechsel von 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit 6 Stunden nach diesem Nachtextrem wieder beleuchtet wurde, dann war das Blatt bereits seit 6 Stunden in aufsteigender Bewegung und erreichte nach weiteren 6 Stunden seine höchste Tagstellung (tiefster Punkt der im experimentellen Teil enthaltenen Kurven). In Abb. 25 hingegen beginnt die Blatthebung erst einige Stunden nach dem Lichteinfall, beim Beleuchtungsbeginn muß sich das Blatt, nach der Figur zu urteilen, noch in Abwärtsbewegung befunden haben. Dieser Widerspruch zu dem tatsächlichen Verhalten bleibt auch im weiteren Verlauf der Kurve in Abb. 25 bestehen. Die höchste Blattstellung ist etwa 14 Stunden nach dem Lichtbeginn eingezeichnet, in Wirklichkeit ist das Blatt dann, wie unsere vorstehenden Figuren eindeutig gezeigt haben, aber schon seit fast einem halben Tag, d. h. etwa 6 Stunden, wieder in

Abwärtsbewegung. Während die tiefste Nachtstellung in unseren Versuchen 17—18 Stunden nach dem Beleuchtungsbeginn eingenommen wurde, liegt sie in Abb. 25 erst nach 26 Stunden. In Abb. 25 sind also alle Werte um fast einen halben Tag nach rechts verschoben, und damit werden auch alle aus ihr für die photo- und skotophile Phase gezogenen Folgerungen (ausgezogene Linie) hinfällig.

Als äußeres Merkmal des Verlaufs der endogenen Rhythmik hat BÜNNING immer die Blattbewegung bezeichnet, und auch 1946 nennt er sie noch einen wichtigen Anzeiger für den jeweiligen Zustand der endonomen Rhythmik. Solange sich die Blätter heben, soll sich die Pflanze in der photophilen, während der Senkung in der skotophilen Phase befinden, „die maximale Hebungs*geschwindigkeit* fällt mit dem Maximum der photophilen, die maximale Senkungs*geschwindigkeit* mit dem Maximum der skotophilen Phase zusammen". Die in Abb. 25 gezeichnete ausgezogene Kurve entspricht dieser Forderung; da aber die punktierte Kurve (die Blattbewegung also) nicht den tatsächlich beobachteten Bewegungen entspricht, kann auch die Darstellung der endonomen Rhythmik nicht richtig sein. Es sei denn, die endonome Rhythmik spiegele sich überhaupt nicht in der Blattbewegung wider. Die BÜNNINGsche Theorie, die sich in Jahren entwickelte, hat ja aber ihren Ausgang ganz und gar von den zuerst bekannt gewordenen Blattbewegungen genommen, und dieser Zusammenhang wird ja auch 1946 noch ganz ausgesprochen aufrecht erhalten[1].

Nun hat BÜNNING früher (1944, I, II) die Blattbewegung auch gar nicht so gezeichnet wie in Abb. 25, sondern auf Grund der in der Literatur von PFEFFER und KLEINHOONTE veröffentlichten Kurven sowie nach eigenen Beobachtungen so dargestellt, wie die oben in dieser Arbeit gefundenen Kurven. *Von diesen und der daraus in* BÜNNINGs *Sinn abgeleiteten Lage der photophilen und skotophilen Phase ausgehend hat die Diskussion wieder eine reale Basis.*

Der Phasenwechsel, der endogen durch selbständig ablaufende zellphysiologische Vorgänge bedingt ist (BÜNNING 1942), soll folgende Bedeutung für die Blütenbildung haben: Die photophile Phase soll, wenn sie von Licht getroffen wird, die Blütenbildung fördern; fällt hingegen Licht in die skotophile Phase ein, so soll die Blütenbildung gehemmt werden.

[1] *Anmerkung bei der Korrektur.* Während des Druckes dieser Arbeit hat BÜNNING in der Z. Naturforsch. **3** b, 457 (1948) mitgeteilt, daß das 1946 von ihm veröffentlichte Schema von *Nicotiana Tabacum Maryland Mammoth* stamme. Wie weit die Verhältnisse bei diesem einen Objekt auf die Gesamtheit der Kurztagspflanzen übertragen werden können, muß aber mindestens abgewartet werden. HARDER und GÜMMER (1949, S. 46) betrachten den Maryland Tabak als Sonderfall.

Der Wechsel dieser Phasen soll also — das ist bei allen Darstellungen Bünnings immer unverändert ausgesprochen worden — an der *Blattbewegung* erkennbar sein. Wir haben aber bei allen unseren Kurven gesehen, daß diese in ihrem Verlauf großen Schwankungen unterworfen sind. Die extreme Nachtstellung und noch mehr die extreme Tagstellung ändern ihre Lage selbst unter den gleichen Bedingungen und bei derselben Pflanze teilweise von Tag zu Tag um mehrere Stunden. Da auch diese Veränderlichkeit der Ausdruck der inneren Vorgänge sein dürfte, ist anzunehmen, daß die Phasenbegrenzung bei den Pflanzen keine präzise sein dürfte und jedenfalls von Tag zu Tag schwankt. Das ist aber eine wichtige Erkenntnis für die Beurteilung der Blühergebnisse. Bei Serienversuchen fanden z. B. Harder und Mitarbeiter (1946), daß bei *Kalanchoë Blossfeldiana* nur selten alle Individuen einer Gruppe gleich reagierten, sondern Blühtermin und Blütenzahl, ja sogar das Zustandekommen des Blühens selbst waren starken Streuungen ausgesetzt. Das ist nach den Unregelmäßigkeiten im Kurvenverlauf auch gar nicht anders zu erwarten.

Mit den Bünningschen Annahmen (1944) von der Bedeutung des Lichteinfalls in die photo- und die skotophile Phase lassen sich jedoch kaum alle bisher bekannt gewordenen unter photoperiodischem Einfluß zustande gekommenen Blühergebnisse verstehen. Das gilt z. B. für das Blühen von *Kalanchoë* mit *Zwischenbelichtung* während der Dunkelperiode (Harder und Bode 1943, Gall 1945). Unsere Kurven mit Zwischenbelichtung in der Nacht (Abb. 13) haben ja gezeigt, daß das Störungslicht nach der 7. Stunde in die 2. Hälfte des aufsteigenden Kurvenastes fällt und das nach der 9. Dunkelstunde auf das Nachtmaximum bzw. eben danach. Solches Störungslicht hemmt nach Harder und Bode (1943) aber die Blütenbildung stark, und zwar in beiden Dunkelstunden etwa in gleichem Maße. Nach Bünnings neuester schematischer Darstellung (Abb. 25), die ja, abgesehen von der unzutreffenden Verschiebung des ganzen Systems nach rechts, für die Ablesung der sensiblen Phasen aus den verschiedenen Blattstellungen verwendet werden kann, hört die Hemmwirkung aber schon mit dem Maximum der Nachtstellung auf; das Störungslicht in der 9. Stunde müßte demnach also wirkungslos sein bzw., da es schon in die photophile Phase fällt, das Blühen sogar fördern.

Man wird also die Bünningschen Vorstellungen modifizieren müssen, was möglich ist durch die Annahme einer etwas abgeänderten Lage der physiologischen Wirkungsmaxima, wie es in Abb. 26a geschehen ist. In ihr gibt die gestrichelte Linie das Schema der Blattbewegung, wie die registrierten Kurven invers aufgezeichnet, für einen Licht-Dunkel-Wechsel 12:12 Stunden wieder. Nach Bünnings Vorstellung, wonach ja Blatthebung (also Kurvensenkung) mit der

photophilen Phase und Blattsenkung mit der skotophilen zusammen, fallen, würde diese Kurve also direkt die zeitliche Aufteilung der endogenen Rhythmik darstellen. Nehmen wir nun an, daß die photophile Phase nicht sofort nach Erreichen der extremen Nachtstellung einsetzt, sondern die chemischen Prozesse, die mit den blütenbildenden Vorgängen verknüpft sind, der Bewegung nachhinken, und zwar um 3 Stunden, und ferner, daß dieses Nachhinken nicht nur beim Übergang von der Abend- in die Morgenbewegung der Blätter vorliegt, sondern während der gesamten Dauer der Vorgänge, dann erhält man die ausgezogene Kurve in Abb. 26a. Nach BÜNNING soll das Maximum jeder Phase mit der maximalen Bewegungsgeschwindigkeit der Blätter verknüpft sein. Halten wir daran fest, jedoch unter gleichzeitiger Berücksichtigung des 3stündigen Nachhinkens, so wäre die größte Empfindlichkeit der photophilen Phase um 9 Uhr vormittags und die der skotophilen um 21 Uhr. Das vorherige und anschließende Zu- und Abnehmen der Sensibilität kommt zum Ausdruck bei der Darstellung in Abb. 26b. In ihr ist die Blattbewegung unverändert dargestellt, die endogene Rhythmik (ausgezogene Kurve) jedoch so, daß der Teil, der oberhalb der durch die Mitte der Figur gehenden Horizontalen liegt, die photophile, der darunter liegende die skotophile Phase bedeutet. Je weiter entfernt sich die Kurven von der Mittellinie befinden, desto stärker ist der Effekt auf das Blühen, und zwar bei der photophilen Phase fördernd, bei der skotophilen Phase hemmend. Die hemmende Wirkung des Lichtes würde also um 15 Uhr beginnen, um 21 Uhr ihr Maximum erreichen und um 3 Uhr zu Ende sein. In den frühen Teil der Blatthebung fallendes Licht würde also noch hemmend wirken. Störungslicht in der 9. Dunkelstunde (bei einem 9:15-Stundentag) muß nach

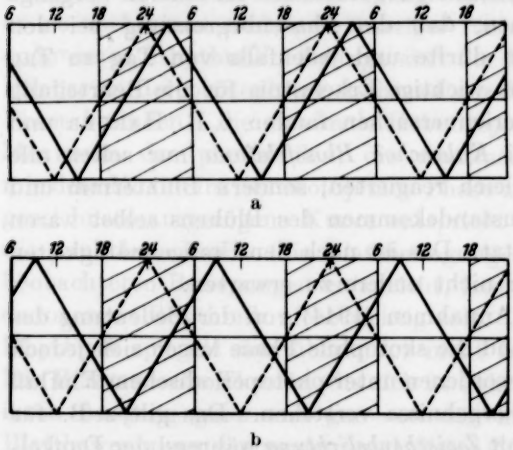


Abb. 26a u. b. Schema der Blattbewegung und der endogenen Rhythmik bei einem 12:12-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel. a Die gestrichelte Linie gibt die Blattbewegung, die hier — wie bei den registrierten Kurven — invers aufgezeichnet ist, wieder. Die ausgezogene Linie bedeutet die endogene Rhythmik, die nicht mit der Blattbewegung gleichgeschaltet ist, sondern 3 Stunden nachhinkt. b Gestrichelte Linie = Blattbewegung, ausgezogene Linie = endogene Rhythmik. Der Teil über der mittleren Horizontallinie bedeutet photophile, der Teil darunter skotophile Phase der endogenen Rhythmik.

dieser Vorstellung also noch hemmend wirken, denn es trifft ja das Nachtmaximum bzw. den ganz frühen Teil der Blatthebung.

Nun kommt man allerdings mit einer Verschiebung der endonomen Rhythmik um 3 Stunden gegen die Blattbewegung noch nicht ganz aus[1], um alle Ergebnisse HARDERs und BODEs zu erklären. Die Wirkung des Störungslichtes dehnte sich über 13 Stunden aus (mit dem Maximum der Wirkung in der Mitte der Dunkelperiode). Man müßte also — abgesehen von der 3stündigen Verschiebung — auch noch eine gewisse Ausdehnung der skotophilen Phase über die Dauer der Blattsenkung hinaus annehmen. Damit kommt man dann allerdings schon zu Modifikationen, die sich schon recht weit von den ursprünglichen BÜNNINGschen Vorstellungen entfernen. Immerhin ließe sich damit vielleicht auch das Nichtblühen bei einem 9:9 und das verzögerte Blühen bei einem 10:10-Stunden-Rhythmus, wie Versuche an *Kalanchoë Blossfeldiana* (HARDER und GÜMMER 1949) ergeben haben, erklären. Wie soll man dann aber andererseits das Versuchsergebnis deuten, daß *Kalanchoë* im 9:9-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel vegetativ bleibt, während sie im 6:12-Stunden-Rhythmus (also bei gleicher Gesamtzyklenlänge) kaum schlechter blüht als im normalen 12:12-Stunden Licht-Dunkel-Wechsel?

Ähnliche Fragen ergeben sich auch noch bei anderen Rhythmen. Während bei den Versuchen mit dem Störungslicht schon einige Minuten Licht in der Mitte der Nacht (also im zweiten Teil des aufsteigenden Kurvenastes = skotophile Phase) das Blühen verhindern, fällt bei den Langrhythmen ein großer Teil, wenn nicht die Gesamtheit der Lichtstunden in den aufsteigenden Kurvenast, also in die skotophile Phase, ohne das Blühen merklich zu hindern. In die photophile Phase fällt bei diesen Langrhythmen überhaupt kein Licht, und dennoch kommen die Pflanzen zum Blühen.

Es konnte an dieser Stelle nur andeutungsweise die Theorie mit den tatsächlichen Blühergebnissen verglichen werden. Doch kann man jetzt wohl schon behaupten, daß die BÜNNINGschen Blühvorstellungen, wenigstens für die Kurztagspflanze *Kalanchoë Blossfeldiana*, nicht ganz zutreffen dürften. Eine genaue Überprüfung aller bis jetzt von Kurztagspflanzen bekannten Blühergebnisse mit den Erwartungen, die sich aus der BÜNNINGschen Blühtheorie ergeben, muß Aufgabe einer anderen Arbeit bleiben.

D. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* wurden folgenden Licht-Dunkel-Wechseln ausgesetzt: a) im 24stündigen Zyklus 1:23, 3:21, 6:18,

[1] Die 3 Stunden sind hier nur beispielsweise eingesetzt, um das Prinzip zu zeigen; man könnte auch 4 oder mehr Stunden nehmen.

9:15, 12:12, 13:11, 14:10; b) im Wechsel von Lang- und Kurztag mit verschiedenen Anfangszeiten an den aufeinanderfolgenden Tagen 14:10, 8:16, 14:12, 8:14, 14:13, 6:15, 14:14, 4:16, 14:14, 8:12, 14:14½, 8:11½, 14:16, 8:10, 14:18, 6:10, 14:20, 4:10; c) wurde bei einem 9:15-Stundentag ½stündiges Zwischenlicht nach der 3., 5., 6., 7., 9., 11. Dunkelstunde eingeschaltet; d) wurden noch die Kurzzyklen 6:6, 7:7, 8:8, 6:10, 4:12, 9:9, 10:10, 11:11 und schließlich e) die Langrhythmen 6:24, 9:21, 9:24, 11:22 registriert. Dabei hat sich ergeben:

1. Die Lage der Extrempunkte der Kurven (höchste Tagesstellung und tiefste Nachtstellung der Blätter) war erheblichen Schwankungen unterworfen, sowohl von einem zum anderen Tag als auch bei verschiedenen Pflanzen an dem gleichen Tag. Im Mittel lag das Nachtmaximum etwa 17½ Stunden nach dem Lichtbeginn; die höchste Tagesstellung war meistens schwer genau zu erfassen.

2. Begannen bei einem Wechsel von Lang- und Kurztagen die Kurztage bis 5 Stunden später als die Langtage, dann wurde die Blattbewegung an jedem Tage von dem jeweiligen Lichtbeginn neu einreguliert. Setzte der Kurztag aber erst ein, wenn die Blattbewegung bereits das Tagesmaximum erreicht hatte, so war der nächste Nachtextrempunkt die Resultante aus den von beiden Lichteinsätzen (am Lang- und am Kurztag) erstrebten Stellungen. — Die extreme Nachtstellung des Langtags wurde stets etwa 17—18 Stunden nach Lichtbeginn erreicht.

3. Nächtliches Störungslicht in der *ersten* Hälfte der Nacht (3. bis 7. Dunkelstunde) hatte immer eine 2—3stündige Hinausschiebung des Nachtmaximums zur Folge; Störungslicht in der *zweiten* Hälfte der Nacht blieb jedoch ohne wesentlichen Einfluß auf die Blattbewegung.

4. Licht-Dunkelzyklen, deren Gesamtlänge unter 18 Stunden lag, wurden von dem *Phaseolus*-Blatt nicht mitgeschwungen. Es kam hier eine Blattbewegung zustande, deren Dauer das doppelte des gebotenen Zyklus betrug (beim 7:7-Stundenrhythmus wurde eine 14:14stündige Schwingung ausgeführt).

5. Schwingungen in Langrhythmen von 30 und 33 Stunden Dauer wurden von den Blättern ausgeführt. Jedoch war die Lage der maximalen Kurvenpunkte nicht immer eindeutig zu bestimmen. Bei allen registrierten Langzyklen fiel aber ein großer Teil der Lichtstunden — meistens ihre Gesamtheit — in den aufsteigenden Kurventeil, also in die Zeit der Blattsenkung.

6. Der Zeitpunkt des Erreichens der höchsten Tagesstellung der Blätter scheint abhängig zu sein von dem Zeitpunkt, in dem das Licht einsetzt; fiel dieses in den Anfang der durch Blatthebung ausgezeichneten Periode (photophile Phase), dann wurde der extreme Tagespunkt im Mittel nicht 6, sondern 7 oder 8 Stunden nach dem Lichtbeginn

eingenommen; das Nachtmaximum dagegen wurde auch hier 17 bis 18 Stunden nach dem Lichteinsatz erreicht.

7. Setzte an ein und demselben Tag sowohl in der durch Blatthebung wie auch der durch Blattsenkung charakterisierten Periode, also in der photophilen wie auch in der skotophilen Phase, Licht ein, so war das Licht der photophilen Phase mit deutlich stärkerem Einfluß bei der Bestimmung der Blattbewegung beteiligt als das Licht der skotophilen Phase (etwa 5:1 zugunsten der photophilen Phase).

8. Um Blühergebnisse an *Kalanchoë Blossfeldiana* (Kurztagspflanze) besser erklären zu können, wurde die Kurve der physiologischen Wirksamkeit gegenüber der der Blattbewegung um 3 Stunden nach rechts verschoben. Als Zeitpunkt stärkster Hemmwirkung für das Blühen wurden 3 Stunden vor dem Maximum der Nachtstellung angenommen.

Herrn Prof. Dr. R. Harder spreche ich für die Überlassung des Themas und die stete Förderung der Arbeit meinen herzlichsten Dank aus.

Literatur.

Bünning, E.: Untersuchungen über die autonom tagesperiodischen Bewegungen von *Phaseolus multiflorus*. Jb. Bot. **75**, 439 (1932). — Die endonome Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 590 (1936). — Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. Z. Bot. **37**, 433 (1942). — Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagspflanzen. Biol. Zbl. **64**, 161 (1944 I). — Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. Flora (Jena) **38**, 93 (1944 II). — Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei den Pflanzen. Naturw. **33**, 271 (1946). — Gall, E.: Wirkung von Narkose und nächtlicher Zwischenbeleuchtung auf die Blütenbildung und Sukkulenz von *Kalanchoë Blossfeldiana*. Diss. math.-nat. Fak. Göttingen 1945. — Harder, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildung bei den Pflanzen. Naturw. **33**, 41 (1946). — Harder, R., u. O. Bode: Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Blossfeldiana*. Planta (Berl.) **33**, 469 (1943). — Harder, R., u. G. Gümmer: Über die Blütenbildung von *Kalanchoë Blossfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkel-Rhythmen. Planta (Berl.) **37**, 12 (1949). — Kleinhoonte, A.: Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von *Canavalia ensiformis*. Jb. Bot. **75**, 697 (1932). — Pfeffer, W.: Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. sächs. Ges. Wiss. **30**, 259 (1907). — Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. sächs. Ges. Wiss. **34**, 3 (1915).

Dr. Anna Flügel, (13b) Weihenstephan bei München,
Botanisches Institut.

Planta, Bd. 37, S. 376—398 (1949).

Aus dem Institut für landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn.

EIN SPÄTGLAZIALES PROFIL VON HUXFELD BEI BREMEN.

Von

FRITZ OVERBECK.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Februar 1949.)

Nordöstlich von Bremen liegen rings um Worpswede mehrere große Hochmoore in dem sehr breiten „Hamme-Urstromtal" zwischen der Vegesacker und der Zevener Geest. Diese Moore, die man insgesamt wohl als Teufelsmoor bezeichnet, sind im wesentlichen erst während der postglazialen Wärmezeit durch Versumpfung entstanden. Aber von einzelnen Stellen sind auch tiefere Senken des Mooruntergrundes mit sehr viel älteren Ablagerungen kleiner Vorseen bekannt geworden. Ich hatte das Glück, im August 1928 mit dem Moorbohrer solche spätglazialen Muddeablagerungen unter der Hochmoordecke bei den Moorkolonien Dannenberg und Huxfeld anzutreffen. Dannenberg liegt etwa 12 km, Huxfeld 16 km nordöstlich von Bremen. Die ersten orientierenden Pollendiagramme von diesen Untersuchungsstellen wurden durch OVERBECK und SCHMITZ 1931 veröffentlicht. Weil aber die seither weiter entwickelten Arbeitsmethoden bessere Ergebnisse als die ersten erwarten ließen, folgten später an Hand neu erbohrter Profile abermalige Untersuchungen. Für Dannenberg (OVERBECK und SCHNEIDER 1938) wurde hierbei der Anschluß an die noch waldlose Zeit des letzten Glazials gewonnen, und ferner ergaben sich Anzeichen einer spätglazialen Wärmeschwankung, die der Alleröd-zeit gleichgesetzt wurde. — Hier sei nun über ein am 14. 8. 43 erbohrtes und noch im gleichen Jahr pollenanalytisch untersuchtes Profil von *Huxfeld* (Meßtischblatt Ottersberg Nr. 1373) berichtet.

Im Bereich der Kolonie Huxfeld befand sich früher einer jener Moorseen, von denen der zwischen der Zevener Geest und der Wörpe gelegene Moorteil eine ganze Anzahl aufwies, so die Klosterseen zwischen Dannenberg und Seebergen, den Rautendorfer See und den Grasberger See, bis die Kultivierung sie sämtlich zerstört hat. Ob aber jene alten Verlandungsschichten, die wir an unserer Profilstelle antrafen (sie liegt 10 m von der Westecke des Gartens der Schule entfernt), tatsächlich dem ursprünglichen Huxfelder See angehört haben, ist nicht bekannt. Die besonders tiefe Stelle im Moor scheint jedenfalls nach meinem Abtasten des Untergrundes zu einer Mulde von nur geringem Umfang zu gehören.

Stratigraphie.

0—30 cm. *Wiesenboden*; nicht untersucht.

30—170 cm. Probe 1—27. *Älterer Sphagnum-Torf*, von 30—70 cm H 5[1] und H 6; von 70—170 cm H 7 und H 8; *Eriophorum* lagenweise reichlich. (Der jüngere *Sphagnum*-Torf ist gänzlich abgegraben.)

170—210 cm. Probe 28—34. Mudde, schwarz, dyartig. Von 200—210 cm mit Samen von *Nymphaea alba*.

210—240 cm. Probe 35—37. *Magnocaricetum-Torf*, muddig, schwärzlich, H 10; *Pinus*-Spaltöffnung, *Carex lasiocarpa* 8 Fr.; *C.* cf. *rostrata* mehrere beschädigte Fr.; *Eriophorum* spärl.; *Phragmites communis* 1 Rhiz.; *Comarum palustre* 1 Nüßchen; *Menyanthes trifoliata* zahlreiche Samen.

240—260 cm. Probe 38—40. *Mudde*, schwarz, H 10, mit geringem Tongehalt, im unteren Teil mit vereinzelten Sandkörnchen. *Potamogeton pusillus* 1 Steinkern; *Carex* spec.; *Nymphaea alba* 1 Same; *Nymphaeaceen*-Innenhaare und Blattbasen reichlich.

260—270 cm. Probe 41—42. *Tonige Mudde*, schwarzbraun, H 10, mit häufigen Quarzsandkörnchen und gröberem Detritus; *Sphagnum*-Blattreste vereinzelt; *Betula verrucosa* 1 Fr.; *Nymphaeaceen*-Innenhaare.

270—290 cm. Probe 43—45. *Mudde*, schwarzbraun, H 10, mit geringem Tongehalt. *Sphagnum*-Blattreste vereinzelt; *Potamogeton pusillus* 1 Steinkern; *Nymphaea alba* 2 Samen; *Nymphaeaceen*-Innenhaare häufig.

290—308 cm. Probe 46—49. *Tonige Mudde*, schwärzlichbraun, H 10; mit spärlichen Quarzsandkörnchen, *Sphagnum*-Blattreste vereinzelt; *Potamogeton pusillus* 2 Steinkerne; *Nymphaeaceen*-Innenhaare spärlich.

308—335 cm. Probe 50—54. *Mudde*, braunschwarz, H 10, geringfügiger Tongehalt. *Potamogeton* cf. *acutifolius* 1 Steinkern; *Potamogeton* spec. mehrere Steinkerne; *Carex* sect. *carex* 1 Innenfr.; *Nymphaeaceen*-Innenhaare spärlich.

335—348 cm. Probe 55—57. *Tonmudde*, bräunlich, H 10, Mineralgehalt nach unten zunehmend, Gehalt an Feinsand meist reichlich.

348—350 cm. Probe 58—61. *Humoser Sand.*

350 cm. *Sand.*

Die jüngeren Abschnitte dieses Profils wollen wir hier nicht berücksichtigen und beschränken uns auf das Spätglazial und den Übergang zum frühen Postglazial (Abb. 1). Über zwei für die Betrachtung wichtige Umstände, nämlich die Baumpollendichte und den Mineralgehalt sei folgendes vorausbemerkt:

Als „Baumpollendichte" (BP-Dichte) ist das Zahlenverhältnis der gezählten Baumpollen durch die Anzahl der hierfür benötigten Querreihen beim Durchmessen eines Deckglases (18 × 18 mm) unter Anwendung stets der gleichen Vergrößerung angeführt. Der Mineralgehalt wurde unter Zuhilfenahme des mikroskopischen Bildes lediglich geschätzt. Die Angaben der Pollendichte und des Mineralgehaltes geben also nur einen sehr ungefähren, aber immerhin aufschlußreichen Anhalt.

In unserem Pollendiagramm (Abb. 1) sind nun, von unten beginnend, folgende Abschnitte abzugrenzen:

I. und II. 350—338 cm Tiefe (Probe 61—55). Bei äußerst geringer Baumpollendichte sind sehr hohe Werte der Nichtbaumpollen verzeichnet (NBP

[1] H = Humositätsgrad der 10teiligen Skala nach v. Post.

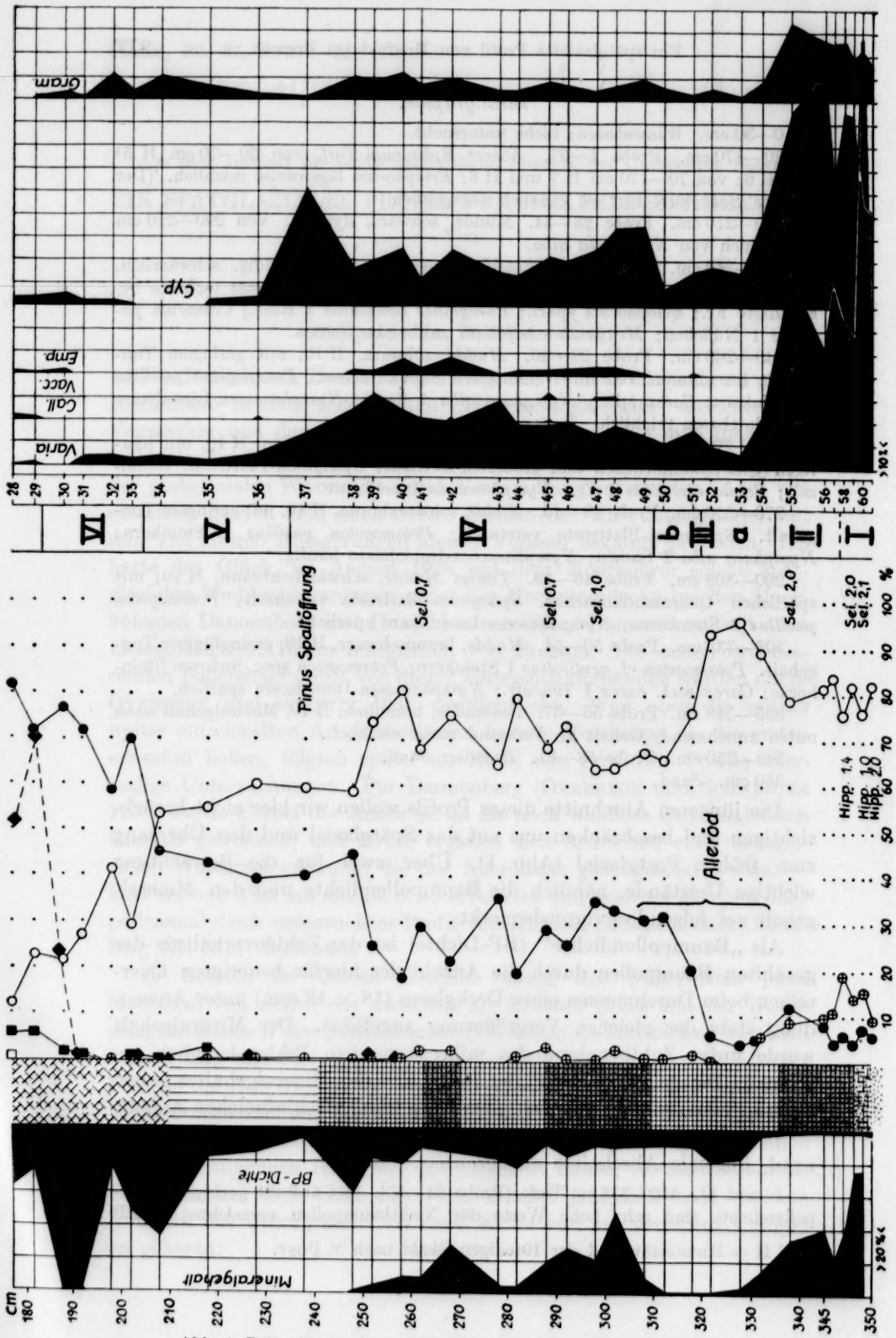


Abb. 1. Pollendiagramm von Huxfeld. Zeichenerklärung s. Abb. 2.

maximal = 255%). Die Kurve von *Betula* bewegt sich um 80%, die von *Pinus* um 10%, außerdem spielt in diesem — und *nur* in diesem — Abschnitt der *Salix*-Pollen mit 9—18% eine wesentliche Rolle. — Die Seeablagerungen sind stark mineralisch.

III. 338—308 cm Tiefe (Probe 54—50). Die Werte der NBP sind stark abgesunken und gehen bis auf 24% herunter; gleichzeitig ist die BP-Dichte von 2,1 im vorigen Abschnitt auf 11,4% im Mittel gestiegen. — Die Kurve von *Betula* erfährt nach anfänglichem Anstieg bis auf 96% einen Abfall auf 66%, während jetzt *Pinus* bis 32% ansteigt; *Salix* weist nur wenige Prozente auf oder fehlt ganz. — Die Ablagerungen dieses Zeitabschnittes sind fast rein organogener Natur.

IV. 308 bis etwa 230 cm Tiefe (Probe 49—37). Die NBP sind im Gegensatz zum vorigen Abschnitt wieder stärker vertreten (pendelnd um 60%); *Betula* bewegt sich um 70%, *Pinus* um 30%; die Seesedimente zeigen wieder in stärkerem Maße, wenn auch schwankend, mineralischen Anteil.

V. 230—205 cm Tiefe (Probe 36—34). Der Abschnitt reicht hinauf bis zur Überschneidung der abfallenden *Betula*- durch die ansteigende *Pinus*-Kurve. *Corylus* und *Quercus* sind schon spärlich vertreten. Die NBP sind auf geringe Werte abgesunken. Die BP-Dichte aber erfährt im Verlauf dieser Periode eine gewaltige Zunahme.

VI. 205—185 cm Tiefe (Probe 33—30). Die Kurve von *Pinus* dominiert und steigt an, während *Betula* in starkem Rückgang begriffen ist. Von den wärmeliebenden Holzarten beginnt *Corylus* als erste ihre Massenausbreitung. Die BP-Dichte ist sehr groß, der Anteil der NBP bleibt gering.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Zeit der basalen Abschnitte I und II (Probe 61—55) am stärksten im Zeichen der glazialen Klimadepression steht; ferner fällt sicherlich der Abschnitt III (Probe 54—50) in eine klimatisch günstigere Phase, während der Abschnitt IV (Probe 48—37) offensichtlich einem Rückschlag des Klimas zu wieder ungünstigeren Vegetationsbedingungen entspricht, bis in V (Probe 36—34) das spärliche Auftreten der Hasel und Eiche die beginnende postglaziale Vorwärmezeit („Präboreal") ankündigt.

Im einzelnen ist hierzu zu sagen, daß im ältesten Abschnitt durch sehr hohe NBP-Werte und geringste Pollendichte höchstwahrscheinlich völlige Waldlosigkeit angezeigt wird, so daß dadurch der Anschluß an die „Tundrenzeit", d. h. an die pollenfloristische Diagrammzone I (nach Schütrumpf 1937 und Overbeck und Schneider 1938) erreicht ist. Die niederen Werte von Kiefernpollen werden lediglich auf Ferntransport aus bereits bewaldeten Gebieten zurückgehen; zum Teil wird dieses auch für Birkenpollen zutreffen, zum anderen Teil aber kommt in der Tundra selber als lokaler Pollenlieferant die Zwergbirke (*Betula nana*) in Betracht. Leider geben unsere kleinen Bohrkerne weder hier in Huxfeld noch im benachbarten Dannenberg Gelegenheit, durch makroskopische Funde das Vorkommen von *Betula nana* nachzuweisen. Die zwischen 9 und 18% liegenden *Salix*-Werte können nur von niederen und niedersten Strauchweiden herrühren. — Unter den NBP sind die *Cyperaceen* rund dreimal so stark vertreten als die *Gramineen*; am

stärksten tritt die Gruppe der nicht näher bestimmten Pollen hervor. Spärlich vertreten sind in den Pollenspektren *Centrospermen*, *Polygonum* cf. *Bistorta*, *Compositen* und unter ihnen auch *Artemisia*[1]. Bemerkenswert ist der Nachweis der Mikrosporen, der arktisch-alpinen *Selaginella selaginoides*, die ihren Standort — ebenso übrigens in Dannenberg — in der spätglazialen Ufervegetation gehabt haben wird. Spärlich und unregelmäßig tritt *Hippophaë* in Erscheinung (maximal 2%). — Über die Unterteilung innerhalb der Proben 61—55 in die Zonen I und II wird noch einiges zu sagen sein.

Im Gegensatz zu I und II deuten in Abschnitt III (Probe 54—50) die Befunde auf eine jetzt eingetretene Bewaldung unseres Gebietes hin, und zwar zuerst durch die Birke, dann auch unter Beteiligung der Kiefer. Zwar wurden makroskopische Belege hierfür in Huxfeld nicht gefunden, doch ließ sich für das Dannenberger Profil, in welchem ganz zweifelsfrei der gleiche Zeitabschnitt unter gleichem Kurvenverlauf seinen Ausdruck findet, das örtliche Auftreten von *Pinus* durch den Fund einer Spaltöffnung nachweisen. Ja, die ziemlich geringen NBP-Werte lassen darauf schließen, daß die Bewaldung, wenn auch nicht so dicht wie nach dem Beginn des Postglazials, doch schon einigermaßen geschlossen gewesen ist. Irgendwelche Anzeichen für anspruchsvollere Gehölze fehlen aber noch ganz. *Selaginella* ist für diesen Abschnitt nicht nachgewiesen, auch *Hippophaë* fehlt. Zu bemerken ist ferner, daß jetzt bei reicherer Wasservegetation, aber auch wohl infolge verminderter Abspülung von den nun mit einer geschlossenen Vegetationsdecke überkleideten Hängen, fast rein organogene Ablagerungen gebildet wurden. *Nymphaeaceen*-Bestände sind durch Innenhaare angezeigt, die *Pediastren* aber haben das Maximum ihrer Entwicklung schon hinter sich.

Es ist kaum zu bezweifeln, daß die weiter nach oben folgenden Sedimente lückenlos den ganzen Zeitraum bis über das Ende des Spätglazials hinaus wiedergeben. Damit dürfte dann der Abschnitt III der „Allerödzeit" entsprechen, d. h. der ausgeprägtesten von vorübergehenden spätglazialen Klimaverbesserungen, welche Schütrumpf (1937) und nach ihm Overbeck und Schneider (1938) in Norddeutschland als pollenfloristische Zone III kennzeichnen[2].

[1] Die Durchmusterung des Huxfelder Bohrmaterials auf Pollen von *Artemisia* erfolgte erst nachträglich und auch nur bei den Proben der waldlosen Zeit. Aus spätglazialen Ablagerungen Niedersachsens ist *Artemisia* bisher im Unteieichsfeld (Steinberg) gezählt worden; auch dort ist dieser Pollen — wie bei Huxfeld — zu selten, um für die Steppenfrage anders als höchstens im negativen Sinne bewertet werden zu können, zumal *Artemisia*-Arten auch heute im Bereich der Tundra gefunden werden.

[2] Man könnte versucht sein — vielleicht entsprechend der Doppelung der mittelschwedischen Endmoränen — eine weitere Klimaoszillation im Bereich der Proben Nr. 43 und 44 (um 280 cm Tiefe) anzunehmen: Der Mineralanteil

Wir wissen noch nicht genauer, wann die ersten Ansätze zur Wiederbewaldung Mitteleuropas nach dem letzten Hochglazial begannen (vgl. FIRBAS 1947), und es wird dies auch schwierig in engeren Grenzen zu klären sein. Wir müssen aber annehmen, daß der Zustand völliger Baumlosigkeit noch durch einen gewissen und wohl nicht unbeträchtlichen Zeitraum von demjenigen getrennt war, in dem die ziemlich geschlossene Walddecke des Alleröds bestand. Für unser niedersächsisches Gebiet sind vor allem die Feststellungen SCHÜTRUMPFs von Bedeutung, daß im benachbarten Südholstein jedenfalls schon *vor* dem Alleröd neben der Zwergbirke auch baumförmige Birken sowie die Kiefer vorhanden waren. Beide sind durch makroskopische Funde belegt und müssen in Holstein, wenn auch sehr lichte, auf geschützte Stellen beschränkte und locker verteilte Bestände gebildet haben. (GROSS, 1938, gibt für Ostpreußen ebenfalls das erste Auftreten von Baumbirken und Kiefern schon *vor* der Allerödzeit an.) In der deutlichen Begrenzung einerseits gegen das Alleröd, andererseits gegen die waldlose Tundrenzeit gliedert SCHÜTRUMPF diese Periode als seine Zone II, nämlich die einer subarktischen Birken-Kiefernzeit, ab. Stratigraphisch umfaßt sie z. B. im Profil A von Stellmoor eine Schichtmächtigkeit von etwa $2^1/_4$ m kalkhaltiger Mudde.

Bei dem Huxfelder Profil dagegen liegen unter der dem Alleröd zugeschriebenen Bildung nur etwa 15 cm Tonmudde bis zum Sand. Man könnte hier den Eindruck gewinnen, als folge hier die Allerödphase ziemlich unvermittelt der waldlosen Tundrenzeit. Aber wenn schon die Einwanderung von Baumbirken und Kiefern in der fraglichen Zeit zweifelsfrei das weiter nördlich gelegene Holstein erreicht hatte, so wird auch unser Gebiet damals nicht mehr frei von Baumwuchs gewesen sein. Und dieses veranlaßt uns, analog zu Holstein, als subarktische Birkenzeit eine Zone II abzugliedern, ohne aber deren schärfere Begrenzung gegen die baumlose Tundrenzeit der Zone I vornehmen

der Sedimente sowie die Summe der NBP weisen hier ein Minimum auf, während gleichzeitig die Kurve der BP-Dichte ein Maximum zeigt. Zudem setzt in Probe 43 die *Salix*-Kurve aus und tritt zugleich *Pinus* stärker hervor. Zu beachten ist aber, daß die entsprechenden Merkmale im Nachbardiagramm von Dannenberg *nicht* zu erkennen sind. — Es fällt ferner auf, daß schon vor der Allerödzeit, nämlich um Probe 57, ein gewisses Minimum der minerogenen Sedimentation verzeichnet ist; mit ihm zusammen fällt ein kleines *Betula*-Maximum sowie ein Minimum der NBP-Kurve. Möglicherweise ist hier die „Bølling-Oszillation" nach IVERSEN (1942) angedeutet. IVERSEN macht auch darauf aufmerksam, daß die Untersuchungen von SCHÜTRUMPF (1935) in Holstein ebenfalls die Bølling-Oszillation in entsprechender Diagrammlage erkennen lassen. — Schwankungen vor der Allerödzeit sind ja schon mehrfach nachgewiesen worden, so von GROSS (1937) in Ostpreußen und durch das „Brøndmyr-Interstadial" von FAEGRI (1935, 1939/40) im südwestlichen Norwegen; ob und wie sie zu parallelisieren sind, bleibt abzuwarten.

zu können[1]. — Der Anstieg der *Betula*-Kurve zwischen Probe 55 und 53 stellt offenbar die erste stärkere Massenausbreitung der Baumbirken dar, während der Anstieg der *Pinus*-Kurve zwischen Probe 52 und 50 der nachfolgenden Kiefernausbreitung entspricht. Die Huxfelder Alleröd-bildung läßt sich demnach in eine Birkenphase IIIa und in eine Birken-Kiefernphase IIIb unterteilen. Die gleiche, aber noch ausgeprägtere Untergliederung des Alleröds in Nordwestdeutschland wies STEINBERG (1944) im Untereichsfeld nach (Birkenphase mit *Betula* bis 81%; Kiefernphase mit *Pinus* bis 80%). — Bemerkenswert ist, daß bei Huxfeld in den Hochstand der Birkenkurve während des Alleröds der erste pollenanalytische Nachweis von *Empetrum* fällt, — und genau so ist es bei Dannenberg und im Untereichsfeld.

In den dänischen Diagrammen — abgesehen von Bornholm — reagiert die *Pinus*-Kurve nicht oder kaum auf die Allerödzeit; die Wärmeschwankung gibt sich, soweit es die Baumpollen betrifft, lediglich im kräftigen Ausschlag der *Betula*-Kurve als Ausdruck der vordringenden Birkenwälder zu erkennen. Wie aber IVERSEN zeigt, ist die Birkenkurve im Alleröd ausgesprochen zweigipfelig, und zwischen den beiden Maxima zeichnet sich die Phase einer Klimadepression ab. — Ist dieser Klimarückschlag auch bei uns, d. h. in größerer Entfernung vom Eisrand, noch nachzuweisen? — Einstweilen liegen keine deutlichen Anzeichen dafür vor. Immerhin bleibt zu beachten, daß in Huxfeld bei Probe 52 und 51, und mehr noch in Dannenberg bei Probe 7 und 8, ein etwas stärkerer Ausschlag der NBP vorliegt. Doch ist diese Erscheinung, zumal sie kein Gegenstück in den Sedimentationsverhältnissen findet, zu geringfügig, um schon irgendeine klimatische Schlußfolgerung zuzulassen.

Betrachten wir nun das Diagramm in dem auf das Alleröd folgenden Abschnitt IV. Aus schon dargelegten Gründen deuten hier die Befunde auf einen Rückschlag des Klimas hin, welcher mit K. JESSEN (1920) — und seither durch vielerlei Ergebnisse gestützt — zeitlich dem Gletscherhalt an den mittelschwedischen Endmoränen gleichgesetzt wird und ferner der Schlußvereisung der Alpen entspricht. — Abgesehen von kleinen Kurvenschwankungen bleibt das Pollenverhältnis zwischen Birke und Kiefer im wesentlichen das gleiche, wie im zweiten Teil der Allerödzeit. Aber die Bewaldung wird wieder lockerer. Und wenn diese letzte Folgerung auf Grund der Tatsache statthaft ist, daß die NBP (von 24% im Alleröd) jetzt auf 58% im Mittel angestiegen sind,

[1] Ebenso verfährt auch SELLE (1939) beim Spätglazial von Großendorf im Südosten der Lüneburger Heide, nicht so aber GROSS für Ostpreußen, K. JESSEN und IVERSEN für Dänemark, NILSSON für Schonen, welche Autoren, ebenso wie STEINBERG, alles, was vor der Allerödzeit liegt, als eine einzige Diagrammzone beziffern —, zum Teil allerdings mit Unterteilung nach Buchstaben.

so scheint die Auflichtung der Wälder doch nicht mehr so weitgehend gewesen zu sein, wie in Holstein, wo von SCHÜTRUMPF selten NBP-Werte unter 100%, meist aber zwischen 100 und 150% verzeichnet werden. Auch die Pollenprozente der Strauchweiden liegen für diesen Zeitabschnitt bei uns niedriger als in Südholstein, und was die Pollendichte betrifft, so kommt auch in dieser die Gegensätzlichkeit der Zonen III und IV gemäß der eisrandferneren Lage unseres Gebietes nicht mehr in solcher Schärfe zum Ausdruck. — Sporadisch ist während dieser Durchdringungszeit von Wald und Tundra wieder *Selaginella* nachweisbar. Die Kurve von *Empetrum*, der unter den Zwergsträuchern der Tundra und des subarktischen Birkenwaldes im maritimeren Gebiet des heutigen hohen Nordens oft so tonangebenden Krähenbeere, begleitet jetzt geschlossen und sich bis 7,3% erhebend fast den ganzen Abschnitt. Unter den *Ericaceen* kommen einige Male Pollen vom *Vaccinium*-Typ vor, im übrigen treten aber auch die ersten noch sehr seltenen Pollen von *Calluna* in Erscheinung. In ganz der gleichen Diagrammlage und mit gleich schwacher Frequenz kündigt sich das gemeine Heidekraut auch bei Dannenberg an. Sein gegenüber *Empetrum* verspätetes und schwaches Auftreten steht mit der heutigen zonalen Gliederung in Finnisch-Lappland in Einklang. *Calluna*, die hier der eigentlichen Tundra fremd bleibt, wird erst in einer rund 100 km vom Eismeer entfernten Zone häufiger, in welcher an Stelle der nördlichen Birkenwälder längst geschlossenes Nadelwaldgebiet besteht. Da *Calluna* an ihren am weitesten nach Norden vorgeschobenen Standorten (KUJALA 1929) nicht auf trockenen Heiden gedeiht, sondern vorzugsweise sich an die Ränder kleiner Seen und Moore hält, werden wir uns ihre erste Ansiedlung bei uns wohl ähnlich vorstellen dürfen.

Die Sedimentation umfaßt in Zone IV Muddeablagerungen von etwa 70 cm Mächtigkeit; besonders am Anfang sind sie reich an mineralischem Gehalt, der dann aber nach wechselndem Anteil fast ganz verschwindet, kurz ehe vor dem Ende dieser Periode die offene Wasserfläche erblindet und die Entwicklung eines Großseggenbestandes beginnt. Von der Wasservegetation sind *Potamogeton pusillus*, das nordatlantische *Myriophyllum alterniflorum* und *Nymphaea alba* zu bemerken. Bezeichnend ist, daß *Phragmites communis*, als wärmebedürftigere Art, an der Verlandung noch unbeteiligt ist und erst in der Zone V spärlich aufzutreten beginnt.

Mit dem Beginn der Zone V ist dann auch die Grenze zu ziehen, die Spätglazial und Postglazial voneinander scheidet. Neben dem steilen Abfall der NBP-Kurve, der bald mächtig zunehmenden BP-Dichte und der nun fast ganz verschwundenen Weidenkurve, kündigt sich die beginnende Wärmezeit — es ist die Zeit des Eisrückzuges von den mittelschwedischen Moränen — durch das erste Auftreten von Pollen

cm
Mineralgehalt
BP - Dichte
%
Alleröd
I
II
III a
III g
IV
V
VI
Var.
and. Eric.
Cal.
Vacc.
Emp.
Gram.
Cyp.
Centr.
Comp.
Gal.
Hipp.
Pol.
Myr.
Nym.
Nuph.
Typha
Selag.

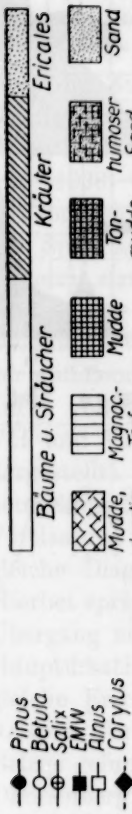


Abb. 2. Pollendiagramm von Huxfeld unter Darstellung des Pollenanteils der Baum- und Gebüschvegetation, der krautigen Pflanzen und der Ericales. Var. = Varia; Call. = Calluna; Vacc. = Vaccinium; Emp. = Empetrum; and. Eric. = andere Ericales; Gram. = Gramineae; Cyp. = Cyperaceae; Centr. = Centrospermae; Comp. = Compositae; Gal. = Galium; Hipp. = Hippophaë; Pol. = Polygonum; Myr. = Myriophyllum alterniflorum; Nym. = Nymphaea; Nuph. = Nuphar; Selag. = Selaginella selaginoides.

der Hasel und Eiche als anspruchsvollerer Gehölze an. Ob die beiden versprengten Pollenkörner der Hasel, welche bereits in den Proben 39 und 40 verzeichnet sind, durch den Moorbohrer verschleppt wurden, mag dahingestellt bleiben.

Die Pollenanalysen von Huxfeld sind in Abb. 2 nach dem Beispiel von IVERSEN noch auf einer anderen Berechnungsgrundlage dargestellt, die geeignet ist, den wechselnden Anteil der Waldkomponenten und der Tundrenvegetation besonders augenfällig zu machen. [Ähnlicher Darstellungsweisen bedient sich in bestimmten Fällen auch v. POST (1946), um Verschiebungen zwischen Vegetationsformen wie Wald, *Ericaceen*heide oder Grassteppe zu veranschaulichen.] Entgegen dem üblichen Verfahren sind die Pollenprozente hier nicht auf die Summe lediglich der BP berechnet, vielmehr sind alle NBP, ebenso auch *Corylus*, in die (= 100% gesetzte) Gesamtsumme mit eingeschlossen; nur die Wasserpflanzenpollen sind nicht in dieser Summe enthalten und gesondert berechnet. — Wald- und Gebüschvegetation sind durch die weiße Fläche dargestellt; Gras- und Krautvegetation gibt die schraffierte, *Empetrum* und *Ericaceen* die punktierte Fläche wieder. — Die einzelnen NBP-Typen sind im rechten Feld noch einmal gesondert verzeichnet.

Es sei nun noch einmal kurz auf das Profil Dannenberg hingewiesen (Abb. 3). OVERBECK und SCHNEIDER (1938) hatten als wahrscheinlich ausgesprochen, daß hier — und zwar durch den Kiefernvorstoß innerhalb der Proben Nr. 10—14 — die Allerödzeit zum Ausdruck komme. Andere Hinweise auf die Auswirkung dieser spätglazialen Wärmeschwankung in größerer Entfernung vom Eisrand lagen damals aus Niedersachsen noch nicht vor. Heute läßt sich nun der tief und weitgreifende Gegensatz zwischen der Allerödzeit und dem nachfolgenden Klimarückschlag viel besser übersehen. Infolgedessen — und für Niedersachsen besonders gestützt auf die Befunde von SELLE (1939) am Südostrand der Lüneburger Heide, von STEINBERG (1944) im Untereichsfeld

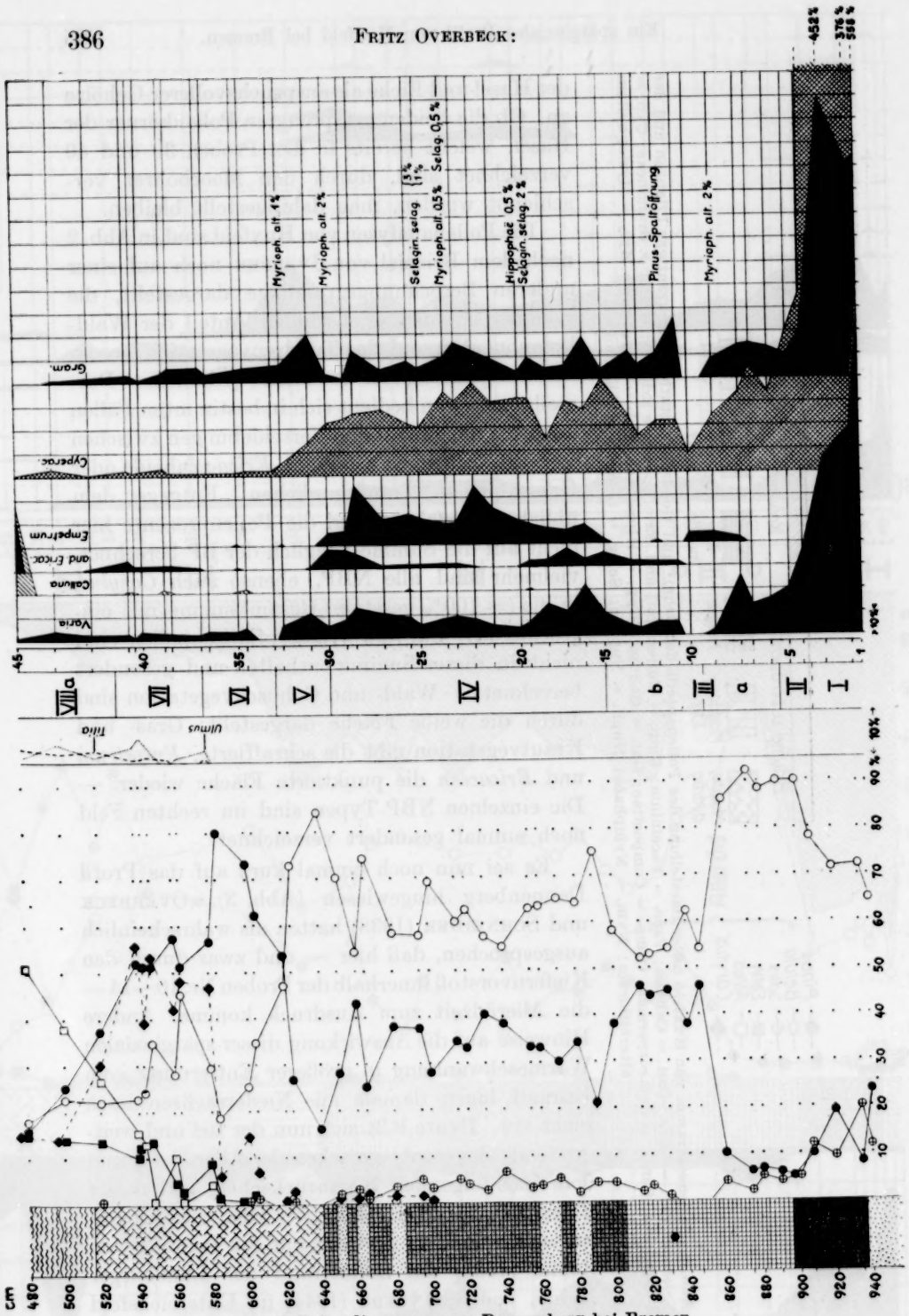


Abb. 3. Pollendiagramm von Dannenberg bei Bremen.

und nunmehr auch auf das Profil Huxfeld — bedarf die Darstellung von Overbeck und Schneider für Dannenberg einer Ergänzung. (Diese ist in Abb. 3 eingezeichnet.)

Wir werden jetzt nämlich auch bereits den Hochstand der Birkenkurve unterhalb der Probe Nr. 10 zur Allerödzeit hinzurechnen müssen, so daß nun, genau so wie bei Huxfeld, die Wärmeschwankung in eine Birkenphase (IIIa) und eine Birken-Kiefernphase (IIIb) zu gliedern ist. Dem Verhalten der NBP widerspricht diese gegenüber 1938 geänderte Fassung des Dannenberger Alleröds nicht, fügt sich aber viel besser in die Stratigraphie ein, da sich tatsächlich der Wechsel zu rein organogener Ablagerung schon bei 900 cm Tiefe vollzieht. — Die Scheidung der Zonen I und II bleibt unscharf. Hinsichtlich der weiteren Besprechung des vorzüglich mit Huxfeld übereinstimmenden spätglazialen Profilabschnittes von Dannenberg sei auf Overbeck und Schneider (1938) verwiesen.

Obgleich nicht so ganz mehr zu den in Rede stehenden Fragen des Spätglazials gehörend, seien hier noch einige Bemerkungen zur weiteren stratigraphischen Entwicklung der Profile von Huxfeld und Dannenberg angefügt. — Übereinstimmend an beiden Stellen ist die endgültige Verlandung der kleinen Seen zur Zeit des Schnittpunktes der abfallenden Kiefern- und Haselkurven mit der ansteigenden Erlenkurve vollzogen. Es ist dies am Übergang zwischen unseren Zonen VII und VIII (auf unserer Diagrammzeichnung Huxfeld nicht mehr dargestellt). Auch ein weiteres sehr eingehend analysiertes Profil, das neuerdings Nilsson (1948) von der Dannenberger Senke — aber unter Fortlassung des spätglazialen Abschnitts — veröffentlichte, zeigt die gleiche Diagrammlage für die Erblindung der offenen Wasserfläche. Hierbei spricht Nilsson die Vermutung aus, daß der rasch erfolgende Übergang zur reinen Hochmoorphase auf sinkenden Wasserstand als Hauptursache der Verlandung zurückzuführen ist, und daß hier die gleiche Erscheinung des borealen Wasserstandsminimums nach Sernander vorliegt, für das sich in Schonen und Dänemark mehrfache Belege gefunden haben. — Und doch weisen die beiden Nachbarprofile Dannenberg und Huxfeld einen bemerkenswerten Unterschied auf. Das viel weniger tiefe Seebecken von Huxfeld zeigt nämlich einen *ersten* Ansatz zur Verlandung bereits zu Beginn des vorwärmezeitlichen (präborealen) Abschnittes der Zone V. Hier bildet sich ein 30 cm mächtiger *Magnocaricetum*-Torf, während gleichzeitig in Dannenberg noch offenes Wasser mit Seerosen herrscht. Aber vielleicht findet das Trockenerwerden des flachen kleinen Seebeckens von Huxfeld doch insofern bei Dannenberg einen entsprechenden Ausdruck, als sich hier zu Beginn der Zone V — freilich auch schon am Ende IV — mehrere feine Sandlagen finden; sie treten auch in dem von Nilsson beschriebenen

Profil an gleicher Stelle auf. Da sich in unmittelbarer Nähe die Wümmedünen befinden, liegt es nahe, an Flugsand zu denken, der von diesen damals noch nicht völlig durch Vegetation festgelegten Dünen während einer Austrocknungszeit verweht wurde. Man könnte ferner daran denken, daß beide Erscheinungen — Trockenerwerden des Huxfelder Sees wie Sandverwehung — zu Beginn der Vorwärmezeit („Präboreal" s. str. = Zone V) damit zusammenhängen, daß erst jetzt ein Nässe stauender Dauerfrostboden in Fortfall gekommen wäre. Vor allem holländische Forscher (FLORSCHÜTZ und VERMEULEN 1932, FLORSCHÜTZ 1934, EDELMAN, FLORSCHÜTZ und JESWIET 1935, FLORSCHÜTZ und VAN DER VLERK 1937/38, EDELMAN und CROMMELIN 1939) haben über die Rückwirkung eines verschwindenden Dauerfrostbodens auf die Vermoorung sowie die spätglaziale Vegetations- und Landschaftsgeschichte viel Einleuchtendes entwickelt. Dennoch ist für den hier in Frage kommenden Zeitabschnitt ein solcher Zusammenhang wohl wenig wahrscheinlich. Zwar darf heute als gesichert gelten, daß während des letzten Hochglazials im ganzen Raum zwischen nordischem Eisrand und Alpen tatsächlich Gefrornis bestand; auch berichtet FLORSCHÜTZ (1939) von St. Jansteen in der Provinz Zeeland über Anzeichen *wiederholter* Dauerfrostbodenbildung und deutet die Möglichkeit an, daß eine zwischen zwei Gefrorniszeiten eingeschaltete Flugsandperiode der Allerödzeit entsprechen könne. Demgegenüber steht aber, daß nach POSER (1947) im norddeutschen Jungmoränengebiet *keine* Nachweise von Dauerfrostboden mehr vorliegen, — ein Zeichen dafür, daß nach dem Rückzugsbeginn des Eises auch keine Gefrornis des freiwerdenden Bodens mehr zur Ausbildung kam.

Mit dem Beginn der Wärmezeit (VI) folgt bei Huxfeld dann eine erneute Vernässung, ein Wiederansteigen des Wasserstandes, so daß die Zonen VI und VII (und diese umfassen wohl fast das ganze „Boreal") wiederum durch Muddebildung mit Seerosenresten gekennzeichnet sind. Wenn also in Huxfeld und Dannenberg sich unter „überstürzter Verlandung" gleichzeitig der Übergang zur Hochmoorphase vollzieht, so könnte eine rasche Wasserstandssenkung höchstens für eben diesen Zeitabschnitt an der Wende von Zone VII zu VIII angenommen werden. Gerade für den Hauptteil des „Boreal" liegen hier aber *keine* Anzeichen für Wasserstandssenkung, sondern im Gegenteil die einer erneuten Vernässung vor. — Auch an anderen Stellen des nordwestdeutschen Flachlandes sind ähnliche Feststellungen gemacht: Im Melbecker Moor bei Lüneburg (OVERBECK und SCHNEIDER 1938) bildete sich im zweiten Teil des Boreals (Zone VII) Mudde mit Seerosenresten über *Magnocaricetum*- und Birkenbruchtorf; bei Deimern (BORNGÄSSER 1941) sind Zone VI und VII Zeiten nasser, verhältnismäßig rasch gewachsener Bruchtorfbildungen. — Aber in jedem Einzelfall muß man sehr vor-

sichtig sein, allgemeinere Schlußfolgerungen zu ziehen, solange nicht alle Möglichkeiten der lokalen hydrographischen Verhältnisse und ihre Wandlungen geprüft sind.

Auf die Verbreitung der derzeit bekannten Allerödvorkommen überhaupt und die daran geknüpften Vorstellungen der spätglazialen Vegetationsentwicklung Europas soll hier nicht näher eingegangen werden. Verschiedene zusammenfassende Darstellungen aus jüngster Zeit geben darüber einen Überblick (Gross 1937, Schütrumpf 1943, Iversen 1947, Godwin 1947, Firbas 1947). Es unterliegt jedenfalls keinem Zweifel mehr, daß die zunächst nur im Randgebiet der Ostsee beachteten Ablagerungen der Allerödzeit einer Klimaverbesserung des Spätglazials entsprechen, die sowohl in scharfem Gegensatz zur vorausgehenden „älteren Dryaszeit" wie zur nachfolgenden „jüngeren Dryaszeit" des Nordens steht, und daß diese Gegensätze so tiefgreifend die Vegetationsentwicklung beeinflußt haben, daß sie neuerdings auch in weit auseinanderliegenden Teilen West- und Mitteleuropas von Irland und England bis in das Alpengebiet nachgewiesen werden konnten. Die „jüngere Dryaszeit" des Nordens — dem Gletscherhalt an den mittelschwedischen Endmoränen entsprechend — ist dabei der „Schlußvereisung" der Alpen mit Gschnitz- und vielleicht auch Daunstadien gleichzusetzen, während die wärmere Allerödzeit offenbar dem Bühl-Gschnitz-Interstadial entspricht. — Nach Firbas (1947) dürfen wir annehmen, daß die Birken-Kiefernwälder der Allerödzeit sich in den mitteleuropäischen Gebirgen bereits soweit emporgeschoben hatten, daß die obere Waldgrenze nur noch 400—500 m unter der heutigen lag. In der „jüngeren Dryaszeit" aber erfolgte nach Firbas eine Depression der Waldgrenze, die diese um mindestens 400—500 m, d. h. also bis zu einer Lage von 800—1100 m unter der heutigen, wieder herabdrückte. Und zog sich im Alleröd die polare Baumgrenze wahrscheinlich von Irland über Südschottland nach Südnorwegen, und verlief die von Birkenwäldern gebildete polare Waldgrenze von Nordjütland nach Südsmåland, so wurde in der „jüngeren Dryaszeit" der Wald aus einer sehr breiten Zone wieder verdrängt. Im nördlichen Jütland wird wieder ganz die Tundra herrschend, im südlichen Dänemark haben sich dagegen schon Reste von Birkenwäldchen an geschützten Stellen erhalten können (Iversen). Aber noch in der Rheinpfalz — rund 700 km weiter südlich — wies Firbas eine waldfreie Vegetation nach, welche er zwar ursprünglich (1934) für hochglazial hielt, die er aber neuerdings aus überzeugenden Gründen (1947) in die jüngere Dryaszeit stellt. Der Übergangsgürtel zwischen eigentlicher Tundra und eigentlichem Wald — jene nach Norden immer spärlicher von Baumwuchs durchsetzte und in ihrer örtlichen Ausbildung stark mit dem Bodenrelief und der Exposition variierende „Parktundra" (wie Iversen sie nennt), muß eine gewaltige

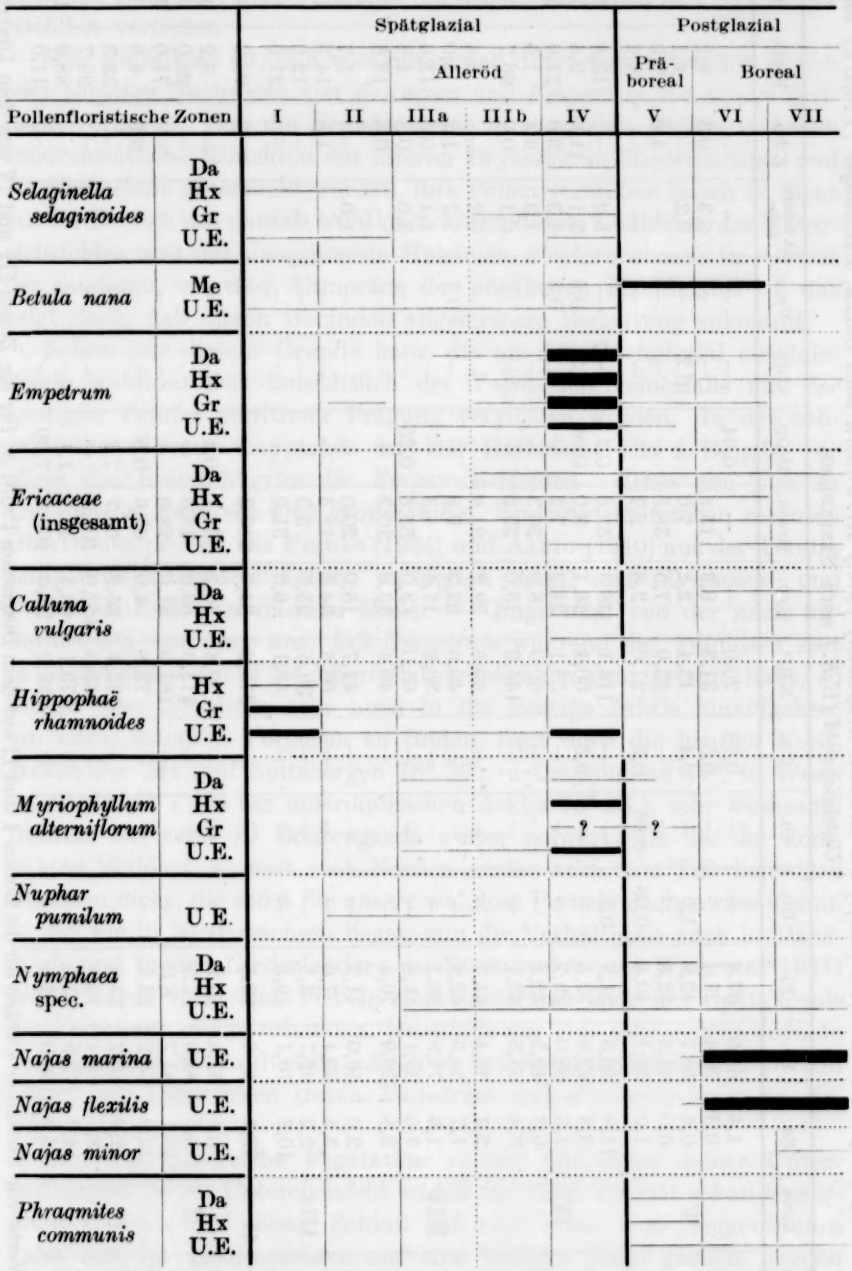
Breite gehabt haben. Wenn es heute schon schwierig ist, in Sibirien oder in Nordkanada bestimmte Grenzlinien einer solchen Übergangszone gegen den Wald zu ziehen, so dürfte das um so mehr noch gelten, wenn es sich um den Versuch einer Rekonstruktion der spätglazialen Waldgrenzen handelt. Daß sich die Zonierung von Wald, Waldtundra und Tundra bei klar zu beobachtenden Grenzen auf verhältnismäßig schmalen Raum zusammendrängt, ist — woran IVERSEN (1947) erinnert — ja nur dort der Fall, wo die Meeresnähe einen besonders dichten Verlauf der Juliisothermen bedingt, wie etwa in Petsamo-Lappland.

Häufig ist darauf hingewiesen worden und besonders eingehend durch FIRBAS (1935) dargelegt, wie sehr die älteren Phasen der Wiederbewaldung Mitteleuropas sowie die für das Spätglazial nachgewiesene Gliederung in Waldgebiete der heutigen Zonierung des Waldes im nördlichsten Fennoskandien entsprechen und nur dort, im ozeanisch beeinflußten Gebiet Nordeuropas, ein Analogon finden. Nur hier treffen wir von N nach S der Tundra folgend zunächst auf eine reine Birkenwaldzone und dann erst auf die Kiefernwaldzone des breiten nordischen Nadelwaldgebietes. Schon im östlicheren kontinentaleren Teil der Halbinsel Kola (REGEL 1935—1941) beginnt die Birkenwaldzone auszuklingen und fehlt östlich des Weißen Meeres, wo die Fichte an der polaren Waldgrenze steht. Die Ausbildung der Birkenwaldzone mit *Cornus suecica* als bezeichnendem atlantisch-subarktischen Florenelement (TROLL 1925) ist ganz offensichtlich von einer stark maritimen Tönung des subarktischen Klimas abhängig, das bis zum Westen der Murmanküste noch wesentlich durch den Golfstrom bestimmt wird.

Vor allem nach pollenanalytischen Untersuchungen der letzten Jahre stellt sich nun aber immer deutlicher heraus, daß man mit einem Analogieschluß von der heutigen Vegetation diesseits und jenseits der polaren Waldgrenze im nordwestlichen Europa auf die Vegetationsentwicklung im Spätglazial den Dingen doch nicht oder nur sehr teilweise gerecht wird. — Was Niedersachsen betrifft, so liegen hier von den wenigen bisher näher untersuchten Spätglazialablagerungen so übereinstimmende Befunde vor, daß diese für einige wichtige Pflanzen zusammengestellt seien (Tabelle 1 und 2). Im übrigen muß auch auf die Pollendiagramme verwiesen werden.

In der waldlosen Zeit (I) und in der Übergangsperiode (II) sind unter den NBP allgemein die sehr hohen Werte der *Gramineen*, *Cyperaceen* und Varia bezeichnend. Von den Variapollen entstammt im Untereichsfeld nachgewiesenermaßen (und in den übrigen Fällen wahrscheinlich auch) ein großer Teil den Wasserpflanzen. Nichtsdestoweniger dominiert über diesen engsten örtlichen Einfluß im Untereichsfeld wie auch bei Grußendorf außerordentlich stark der *Gramineen*-Pollen. Auch bei Stellmoor in Holstein (SCHÜTRUMPF 1943) stehen

Tabelle 1. *Auftreten einiger Pflanzen in Niedersachsen, welche für die Gliederung der spätglazialen Vegetationsentwicklung von Bedeutung sind.*



Da = Dannenberg, Hx = Huxfeld, Gr = Großendorf (Selle 1938), U.E. = Seeburger See, Luttersee im Untereichsfeld (Steinberg 1944), Me = Melbeck (Overbeck und Schneider 1938).

Tabelle 2. *Pollenmittelwerte der spätglazialen und präborealen Pollenzonen von Stellmoor (Stm.) in Holstein nach* Schütrumpf, *Dannenberg (Dbg.) und Huxfeld (Hxf.) bei Bremen, Großendorf (Grs.) Kr. Gifhorn nach* Selle, *Lutteranger (Profil 2) im Untereichsfeld (U.E.) nach* Steinberg.

	Zone	Sa.	Be.	Pi.	Qu.	Ul.	Co.	NBP	Cyp.	Gram.	Hipp.	Call.	Vacc.	Andere Eric.	Emp.	Varia	Sel.
Stm.		1,4	61,5	37,4	—	—	0,08	20,0	—	—	0,04	—	—	—	—	—	—
Dbg.		0,3	78,4	21,4	—	—	0,5	31,3	9,3	13,5	—	—	—	0,3	0,3	8,2	—
Hxf.	V	0,4	56,1	42,9	1,0	—	0,4	13,4	2,2	7,0	—	0,2	—	0,2	—	4,1	—
Grs.		6,0	61,3	32,8	—	—	—	53,0	7,5	38,5	—	—	—	—	4,0	3,0	—
U.E.		1,0	58,1	40,8	0,05	0,05	0,3	27,0	2,8	2,7	—	+	—	—	—	14,2	—
Stm.		11,8	56,5	31,7	0,1	—	—	116,1	38,3	58,8	0,2	—	—	5,2	—	13,8	0,3
Dbg.		3,8	62,8	33,5	—	—	0,5	60,4	28,1	8,0	0,04	0,2	0,6	2,1	11,8	9,6	0,5
Hxf.	IV	1,3	69,0	29,7	—	—	—	58,1	24,2	7,2	—	0,1	0,3	1,3	3,0	21,0	0,2
Grs.		9,3	49,3	42,1	—	—	—	50,9	8,0	30,3	—	—	—	1,3	9,4	1,9	+
U.E.		3,4	53,5	43,1	—	—	—	145,9	15,0	33,2	+	+	—	0,1	0,9	96,7	+
Stm.		3,3	32,4	64,7	—	—	—	53,6	22,2	21,8	—	—	—	0,2	—	9,4	—
Dbg.		1,7	55,5	42,8	—	—	—	40,6	22,2	9,8	—	—	0,7	1,7	1,2	5,0	—
Hxf.	IIIb	1,5	71,8	26,3	—	—	—	30,8	11,4	4,3	—	—	—	1,1	0,3	13,6	—
Grs.		3,6	39,1	53,8	—	—	—	63,0	2,0	55,6	0,25	—	—	3,0	0,8	1,6	+
U.E.		2,8	26,9	70,4	—	—	—	40,4	16,0	10,3	+	—	—	—	0,3	13,8	—
Stm.		2,0	56,0	41,7	—	—	—	41,7	15,0	20,0	—	—	—	1,0	—	5,7	—
Dbg.		3,8	89,1	7,0	—	—	—	62,6	34,3	12,5	—	—	—	—	1,5	14,3	—
Hxf.	IIIa	2,2	92,7	5,1	—	—	—	39,6	23,7	5,3	—	—	—	—	—	12,9	—
U.E.		10,2	70,1	19,5	—	—	—	59,1	6,5	31,0	+	—	—	—	—	21,6	—
U.E.	II—I	32,1	45,2	22,5	—	—	—	373,2	34,7	240,3	+	—	—	—	—	98,2	+
Stm.		6,1	63,5	30,2	—	—	—	59,8	20,1	31,1	0,4	—	—	—	—	8,2	0,05
Dbg.	II	8,5	84,0	7,5	—	—	—	111,0	68,0	15,0	—	—	—	—	—	28,0	—
Hxf.		10,1	81,7	8,0	—	—	—	181,0	81,0	28,0	—	—	—	—	—	71,0	0,7
Grs.		22,0	65,2	13,4	—	—	—	73,8	4,0	63,6	0,5	—	—	—	0,9	4,8	—
Stm.		12,9	46,7	37,8	—	—	—	173,4	66,2	66,7	7,2	—	—	—	—	33,3	—
Dbg.	I	13,7	69,4	16,9	—	—	—	663,0	462,0	102,0	—	—	—	—	—	99,7	—
Hxf.		14,2	79,9	5,8	—	—	—	173,1	63,4	19,7	1,1	—	—	—	—	88,9	1,0
Grs.		26,0	58,0	16,0	—	—	—	139,0	21,0	100,0	7,00	—	—	—	—	11,0	—

Die Werte von Stellmoor wurden für die Zonen I und II aus dem Diagramm Profil A, für die Zonen III und IV aus dem Diagramm Teilprofil B nach Schütrumpf 1943 abgelesen.

die *Gramineen* an erster Stelle; bei Dannenberg und Huxfeld ist das nicht der Fall, aber immerhin sind die *Gramineen* neben den *Cyperaceen* reichlich vertreten.

Sehr auffallend ist, daß von keiner der Untersuchungsstellen Pollen oder sonstige Nachweise von *Ericaceen* und *Empetrum* für diesen Zeitraum vorliegen. Daß die *Ericales* gleich in *sämtlichen* Fällen, in denen tundrenzeitliche Schichten der älteren Dryaszeit in Niedersachsen und Nachbarschaft untersucht wurden, ihre Pollen vermissen lassen — nicht nur im Bereich der damals wohl noch kalkhaltigen Lößböden des Untereichsfeldes und der Jungmoräne Holsteins, sondern ebenso im Gebiet der sandigen, mageren Altmoräne des nördlichen Flachlandes —, das zeigt doch, daß diesen Befunden allgemeinere Bedeutung zukommt.

Schon aus diesem Grunde kann die an das Hochglazial anschließende waldlose Zeit hinsichtlich der Vegetation keinesfalls mit der heutigen Tundra maritimer Prägung verglichen werden. In der subarktischen Tundra Lapplands und der Halbinsel Kola z. B. gibt vor allem das Braunolivgrün der *Empetrum*-Heiden weithin den Ton an und spielen *Ericaceen* eine große Rolle. Und die zahlreichen rezenten Oberflächenproben, die Firbas (1934) und Aario (1940) aus der Tundra Lapplands analysiert haben, enthielten denn auch *Ericaceen*- und *Empetrum*-Pollen in reichem Maße. — Ginge man von der noch unbewiesenen Annahme aus, daß *Empetrum* während der waldlosen Zeit in Niedersachsen und Nachbarschaft tatsächlich ganz gefehlt habe, so müßte man allerdings sehr hoch in die heutige Arktis hinaufgehen, um einen rezenten Vergleich zu finden, liegt doch die heutige Nordgrenze der Art (auf Spitzbergen 78° 30′, in Ostgrönland 77°, in Westgrönland 78° 7′, in der amerikanischen Arktis 78° 53′), sehr wechselnd freilich, um rund 10 Breitengrade weiter polwärts als die der kompakten Wälder! So weit nach Norden greifen auch zum Teil diejenigen Pflanzen nicht, die sonst für unsere waldlose Periode nachgewiesen sind.

So wie in Niedersachsen liegen nun die Verhältnisse auch in Dänemark und in den Niederlanden, wo Florschütz und Wassink (1941) hervorheben, daß auch hier in der waldarmen Zeit des Spätglazials die *Ericaceen*, wenn vorhanden, jedenfalls nur eine sehr untergeordnete Rolle gespielt haben dürften. Auch in den Spätglazialdiagrammen von Gross aus Ostpreußen treten *Empetrum* und *Ericaceen* kaum in Erscheinung.

Auf eine grasreiche Vegetation in der Umgebung seiner Untersuchungsstelle im Untereichsfeld schloß für diese Periode schon Steinberg (1944). Und dieser Schluß auf eine Gras- und Seggentundra kann nun für Niedersachsen auf eine breitere Basis gestellt werden und steht im Einklang mit den Erfahrungen, die bis jetzt aus dem ganzen Gebiet zwischen nördlichem und alpinem Eisrand vorliegen.

Die *Allerödzeit* (III) ist übereinstimmend an den niedersächsischen Untersuchungsstellen in eine birkenreichere (IIIa) und eine kiefernreichere Phase (IIIb) zu gliedern, und zwar unter Zunahme des Kiefernanteils nach Osten und Südosten. Neben den schon genannten gemeinsamen Zügen ist hervorzuheben, daß *Selaginella selaginoides* (bis auf eine einzige Notierung von SELLE bei Großendorf) nicht mehr in Erscheinung tritt. *Hippophaë*, wenn auch nicht ganz verschwunden, hat im Schatten der Allerödwälder einen sehr starken Rückgang erfahren. *Empetrum* fehlt im zweiten Teil des Alleröds an keiner der Untersuchungsstellen mehr, ist aber nur in Spuren vertreten. Auch die *Ericaceen*, deren Pollen zuerst im Alleröd nachgewiesen sind, bringen es nicht über bescheidenste Werte. Bemerkenswert aber ist, daß nach neuen Untersuchungen von K. JESSEN (zit. nach GODWIN 1947) im äußersten Nordwesten Irlands für diese Zeit doch schon auf Grund hoher Pollenwerte *Empetrum*-Heiden anzunehmen sind.

Im nachfolgenden *Endabschnitt des Spätglazials* (IV) treten zwar auch in Nordwestdeutschland — nachgewiesen für Holstein (SCHÜTRUMPF) *Dryas octopetala* und *Salix polaris* wieder auf, aber diese „jüngere Dryaszeit" ist in Niedersachsen nicht mehr völlig waldlos. Sie ist es bereits im nördlicher gelegenen Holstein nicht mehr, wo Baumbirken und Kiefer seit ihrer längst vor dem Alleröd erfolgten Einwanderung nicht wieder verdrängt worden sind. Aber eine sehr weitgehende Wiederauflichtung der Wälder steht außer Zweifel. — Aus dem Umstand ferner, daß allgemein der Mineralgehalt der Sedimente bedeutend wieder zugenommen hat als Folge einer verstärkten Einspülung und Verwehung, darf wohl mit STEINBERG auf eine wieder lückig gewordene Vegetationsdecke überhaupt geschlossen werden. Und da im übrigen an allen Untersuchungsplätzen *Selaginella* erneut in Erscheinung tritt, auch *Hippophaë* wieder häufiger wird, so sehen wir also in manchen Zügen die Wiederkehr der schon vor dem Alleröd herrschenden Vegetationsverhältnisse.

Dennoch ist die Zeit der Zone IV kein Abbild derjenigen der Zone II. Der bemerkenswerteste Unterschied zwischen beiden liegt im Verhalten der *Ericaceen* und von *Empetrum*, die in II noch fehlten, die aber jetzt regelmäßig und mit weit höheren Werten als selbst im Alleröd vertreten sind. Doch ist dabei zu unterscheiden zwischen den Altmoränenböden des Flachlandes und dem Lößgebiet wie im Untereichsfeld. Im letzteren bleiben die *Ericales* noch recht selten, und der Höchstwert von *Empetrum* geht nicht über 3% hinaus; im Gegensatz dazu sind bei Dannenberg für *Empetrum* 11,8%, bei Huxfeld 3%, bei Großendorf 9,4% *im Mittel* zu verzeichnen (Tabelle 2). Im Maximum werden bei Dannenberg 25%, d. h. ein Drittel der NBP von der Krähenbeere gestellt. Nach solchen Werten, zumal sie in limnischen Ablagerungen

gefunden wurden, muß *Empetrum* jetzt eine erhebliche Rolle gespielt haben. — Unter den *Ericaceen* tritt häufiger der Pollen vom *Vaccinium*-Typ auf; besonders hervorzuheben ist ferner, daß in diesem Zeitraum übereinstimmend bei Dannenberg, Huxfeld und im Untereichsfeld die ersten vereinzelten Pollen von *Calluna* erscheinen. Auch andere Diagramme, die bis auf diese Zeit zurückreichen (z. B. Melbeck, Overbeck und Schneider 1938; Deimern, Borngässer 1941) weisen hier schon spärlich *Calluna* auf.

Zur Beurteilung der *Calluna*-Funde ist zu sagen, daß das gemeine Heidekraut heute zwar bis weit in die kontinentalen Gebiete Europas und bis nach Westsibirien vorstößt, sich aber im Osten im wesentlichen auf Moore beschränkt und nur im atlantischen Westen im Bereich der Podsolböden zur Bildung eigentlicher Heiden schreitet. Für sein Verhalten an der europäischen Nordgrenze gilt, daß es in Russisch- und Finnisch-Lappland der eigentlichen Tundra fremd ist; der Birkenregion Lapplands fehlt es nach Aario (1940) nicht ganz, wird aber erst häufiger in der Nadelwaldzone (Kujala 1929) und dringt nur an der norwegischen Westküste unter stark ozeanischem Einfluß fast bis zur Breite des Nordkaps auf Magerö vor.

In auffallender Weise stimmt von allen Fundorten Niedersachsens auch die auf diese Periode beschränkte Massenentwicklung von *Myriophyllum alterniflorum* überein, das in seinem heutigen nördlichen Verbreitungsgebiet durchaus atlantische Züge besitzt.

Insgesamt scheint das Vegetationsbild, mit reichlicher Vertretung von *Empetrum* (wenigstens im Altmoränengebiet), mit häufigeren *Ericaceen*, darunter spärlichem Vorkommen von *Calluna*, im Endabschnitt des Spätglazials (IV) — aber auch nicht früher! — demjenigen ziemlich nahe zu kommen, das im heutigen Grenzgebiet zwischen Wald und Tundra des nordwestlichsten Europas anzutreffen ist. Zwar darf nicht übersehen werden, daß Untersuchungen des rezenten Pollenniederschlags im letzteren Gebiet (so von Firbas 1934, Aario 1940) die *Ericales* im allgemeinen noch stärker hervortreten lassen, doch steht der subarktisch-ozeanische Charakter für unsere Pollenzone IV außer Zweifel.

Weshalb aber erst jetzt die *Ericales* größere Bedeutung gewinnen, das ist eine Frage, die noch nicht sicher zu beantworten ist. Daß lediglich die klimatische Entwicklung dafür verantwortlich zu machen ist, ist zweifelhaft, spricht doch der ganze nordwesteuropäische Aufmarsch des Waldes, seit mit der ersten Massenausbreitung der Birke die Wiederbewaldung beginnt, nach den Darlegungen von Rudolph (1930) und Firbas (1935) keineswegs mehr für eine besondere Kontinentalität des Klimas, die etwa mit einer an *Ericaceen* reicheren Vegetation nicht vereinbar wäre. — Wanderungsgeschichtliche Ursachen sind wenig wahrscheinlich. *Empetrum* wie *Calluna* z. B. — die beide auch bereits in

nordwestdeutschen Interglazialen nachgewiesen sind — möchte man, der ersteren vor allem durch Vögel, der letzteren durch Wind, eine ziemlich hohe Wanderungsgeschwindigkeit zusprechen. So sind nach Beobachtungen von WARMING die Samen von *Calluna* im Nordoststurm des Winters 1881 über mindestens 16 Meilen von Schweden nach der Ostküste Jütlands verweht worden. — Ganz besonders sind edaphische Momente in Erwägung zu ziehen, wie es auch seitens anderer Autoren (STEINBERG 1944, FIRBAS 1947) geschieht. Vielleicht hat es sehr lange gedauert, bis die Böden Nordwestdeutschlands — auch die der Altmoräne — den im allgemeinen azidiphilen und im wesentlichen an ausgelaugte Podsolböden und Moore gebundenen *Ericales* eine Massenentwicklung gestatteten. Dennoch bleibt es nicht ganz durchsichtig, weshalb nicht schon zur Allerödzeit, als die subarktischen Wälder doch wohl eine gewisse Rohhumusdecke gebildet haben werden, die *Ericales* eine stärkere Ausbreitung bei uns erlangt haben.

Für die Zone V (Vorwärmezeit, „Präboreal") ist einerseits das Fehlen von *Selaginella selaginoides* und *Hippophaë*, der bedeutende Rückgang von *Empetrum* und *Myriophyllum alterniflorum* hervorzuheben, während andererseits wärmebedürftige Arten wie *Phragmites*, *Najas marina* und *N. flexilis* jetzt in Erscheinung treten.

Zusammenfassung.

Aus der Moorkolonie Huxfeld, 16 km nordöstlich von Bremen, wird ein 1943 erbohrtes Profil beschrieben, das in seinem spätglazialen Abschnitt 1,10 m mächtige Ablagerungen eines ehemaligen kleinen Seebeckens umfaßt. In den Sedimenten wie in den Ergebnissen der Pollenanalyse zeichnet sich deutlich die Allerödwärmeschwankung mit einem birkenreicheren und einem kiefernreicheren Abschnitt dieser subarktischen Waldperiode ab. Zu dem früher (OVERBECK und SCHNEIDER 1938) veröffentlichten spätglazialen Nachbarprofil von *Dannenberg* wird der damals nur vermutete Beleg der Allerödschwankung nunmehr gesichert. — Bisher aus Niedersachsen bekanntgewordene weitere Spätglazialprofile werden besprochen und zeigen eine trefflich übereinstimmende Entwicklung der Vegetationsverhältnisse.

Nachschrift.

Während der Drucklegung vorstehender Arbeit erschien eine wichtige Veröffentlichung von T. VAN DER HAMMEN über spätglaziale Seeablagerungen bei Hijken in der holländischen Provinz Drente (Proceedings **52**, 1949). Auch hier zeigt sich nun in allen wesentlichen Zügen die gleiche Vegetationsentwicklung des Spätglazials wie im niedersächsischen Flachland. Hier wie dort ist die gleiche Gliederung des

Alleröds in eine Birkenphase und eine Birken-Kiefernphase gegeben auch in Drente tritt — aber noch deutlicher als im Huxfeld — eine schon vor dem Alleröd liegende Schwankung in Erscheinung, die VAN DER HAMMEN der Bølling-Oscillation IVERSENs zuspricht. Mit unseren Ergebnissen übereinstimmend sind auch das nur sehr geringe, fast ganz auf die Dryaszeit beschränkte Vorkommen von *Hippophaë* und das Verhalten von *Empetrum* hinsichtlich seiner Massenverbreitung in der jüngeren Dryaszeit. Daß in Drente *Empetrum* allerdings auch schon in der älteren Dryaszeit nicht ganz fehlt, mag vielleicht mit der ozeanischen Lage des Gebietes zusammenhängen.

VAN DER HAMMEN erfaßt, nach dem Beispiel von IVERSEN, außer *Artemisia, Helianth um* u. a. auch *Juniperus* pollenanalytisch. Es ist bemerkenswert, daß die Kurve von *Juniperus* das ganze Spätglazial begleitet und hierbei zur Zeit der Allerödwälder ein deutliches Minimum zeigt, während sie zu Zeiten offener Vegetation mit über 5%, maximal mit etwas über 20%, in Erscheinung tritt.

Literatur.

AARIO, L.: Waldgrenzen und subrezente Pollenspektren in Petsamo-Lappland. Ann. Acad. Sci. fenn. A **54**, Nr 8 (1940). — BORNGÄSSER, E.: Das Große Moor bei Deimern, ein Hochmoor in der Lüneburger Heide. Beih. Bot. Zbl. B **61** (1941). — EDELMAN, C. H., F. FLORSCHÜTZ u. J. JESWIET: Über spätpleistozäne und frühholozäne kryoturbate Ablagerungen in den östlichen Niederlanden. Verh. Geol.-Mijnbouwkundig Genootschap voor Nederland en Koloniën. Geol. Ser. **11** (1936). — EDELMAN, C. H., u. R. D. CROMMELIN: Über die periglaziale Natur des Jungpleistozäns in den Niederlanden. Abh. Nat. Ver. Bremen **31** (1939). — FAEGRI, K.: Quartärgeologische Untersuchungen im westlichen Norwegen. I. Über zwei präboreale Klimaschwankungen im südwestlichen Teil. Bergens Museums Arbok 1935. — Quartärgeologische Untersuchungen im westlichen Norwegen. II. Zur spätquartären Geschichte Jaerens. Bergens Museums Arbok 1939/40. — FIRBAS, F.: Über die Bestimmung der Walddichte und der Vegetation waldloser Gebiete mit Hilfe der Pollenanalyse. Planta (Berl.) **22**, H. 1 (1934). — Zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte der Rheinpfalz. Beih. Bot. Zbl. B **52** (1934). — Die Vegetationsentwicklung des mitteleuropäischen Spätglazials. Bibliotheca Botanica, H. 112. 1935. — Über die späteiszeitlichen Verschiebungen der Waldgrenze. Naturw. **34**, H. 4 (1947). — FLORSCHÜTZ, F.: Palaeobotanisch onderzoek van jongpleistocene afzettingen in het oosten van Overijssel. Proc. Kon. Akad. Wetensch., Amsterdam **37** (1934). — FLORSCHÜTZ, F., u. G. VERMEULEN: Resultate von Untersuchungen an einigen niederländischen Mooren. A Soesterveen. Rec. Trav. bot. néerl. **29** (1932). — FLORSCHÜTZ, F., u. VAN DER VLERK: Fossiele cellenstructur in jongpleistocene Oost-Nederlandsche afzettingen. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **40** (1937). — GODWIN, H.: The Late-Glacial Period. Science Progr. **1947**, No 138. — GROSS, H.: Nachweis der Allerödschwankung im süd- und ostbaltischen Gebiet. Beih. Bot. Zbl. **57** (1937). — Auf den ältesten Spuren des Menschen in Altpreußen. „Prussia", Z. Heimatkunde u. Heimatschutz, **32**, H. 1 (1938). — Die bearbeiteten Rengeweihe Ostpreußens. Nachrichtenbl. dtsch. Vorzeit **14**, H. 5 (1938). — HUMMEL, MARGRIT: Zur postglazialen Wald-, Siedlungs- und Moorgeschichte der

Vordereifel. Diss. Bonn 1948. — Iversen, J.: En pollenanalytisk Tidsfaestelse af Ferskvandslagene ved Nørre Lyngby. Medd. Dansk Geologisk Forening **10**, H. 2 (1942). — Plantevaekst, Lyreliv og Klima i det senglaciale Danmark. Geol. Foren. Förh. **69**, H. 1 (1947). — Kujala, V.: Untersuchungen über Waldtypen in Petsamo und in angrenzenden Teilen von Inari-Lappland. Commun. Inst. quaest. forestal. Finlandiae **13** (1929). — Mitchell, G. F.: Late-glacial deposits in Berwickshire. New Phytologist **47**, No 2 (1948). — Nilsson, T.: Versuch einer Anknüpfung der postglazialen Entwicklung des nordwestdeutschen und niederländischen Flachlandes an die pollenfloristische Zonengliederung Südskandinaviens. Medd. Lunds Geologisk-Mineral. Instit. **1948**, Nr 112. — Overbeck, F., u. H. Schmitz: Zur Geschichte der Moore, Marschen und Wälder Nordwestdeutschlands. I. Mitteilungen der Provinzialstelle für Naturdenkmalpflege Hannover, H. 3. 1931. — Overbeck, F., u. S. Schneider: Moruntersuchungen bei Lüneburg und bei Bremen und die Reliktnatur von *Betula nana* L. in Nordwestdeutschland. Z. Bot. **33** (1938). — Pennington, W.: Studies of the post-glacial history of British vegetation. VII. Lake sediments: Pollendiagrams from the bottom deposits of the north basin of Windermere. Philos. Trans. roy. Soc. London B **233**, No 596 (1947). — Poser, H.: Auftautiefe und Frostzerrung im Boden Mitteleuropas während der Würm-Eiszeit. Naturw. **1947**. — Post, L. v.: The prospect for Pollen Analysis in the study of the earth's climatic history. New Phytologist **45** (1946). — Regel, C.: Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. Rep. spec. nov. regni vegetabilis **82**, 1 (1935—1941). — Rudolph, K.: Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. Beih. Bot. Zbl. **47**, 2 (1930). — Schütrumpf, R.: Pollenanalytische Untersuchungen der Magdalénien- und Lyngby-Kulturschichten der Grabung Stellmoor. Nachrichtenbl. dtsch. Vorzeit **11**, H. 11 (1936). — Die pollenanalytische Untersuchung der Rentierjägerfundstätte Stellmoor in Holstein. In A. Rust, Die alt- und mittelsteinzeitlichen Funde von Stellmoor. Neumünster 1943. — Selle, W.: Ergänzungen zur nacheiszeitlichen Wald- und Moorentwicklung im südöstlichen Randgebiet der Lüneburger Heide. Pollenanalyse eines kleinen Moores bei Großendorf. Jb. preuß. Geol. Landesanst. **59** (1939). — Steinberg, K.: Zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte des Untereichsfeldes. Hercynia **3**, H. 7/8 (1944). — Troll, C.: Ozeanische Züge im Pflanzenkleide Mitteleuropas. Freie Wege vergleichender Erdkunde. München u. Berlin 1925.

Prof. Dr. Fritz Overbeck, (22c) Bonn, Meckenheimer Allee 176.

Planta, Bd. 37, S. 399—412 (1949).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER TAGESPERIODISCHE VORGÄNGE IN SPROSS- UND WURZELVEGETATIONSPUNKTEN.

Von

HANS ROTTA.

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. Februar 1949.)

I. Aufgabenstellung.

Die vorliegende Arbeit, die 1947 auf Anregung von Herrn Prof. BÜNNING begonnen wurde, hatte zur Aufgabe, nachzuweisen, in wie kleinen Pflanzenteilen noch eine tägliche endogene Rhythmik festgestellt werden konnte. An Prozessen der ganzen Pflanze war eine solche Rhythmik bekannt. Ferner sollte geprüft werden, ob alle Teile einer Pflanze durch diese Rhythmik beeinflußt werden bzw. eine eigene Rhythmik besitzen.

Wir beobachten beim Studium tagesperiodischer Prozesse, wie Assimilationstätigkeit, Atmungsstärke, Wachstumsgeschwindigkeit, Permeabilität, Blutungstätigkeit, Hebungs- und Senkungsbewegungen der Blätter und Öffnen und Schließen von Blüten vieler Pflanzen, auch bei konstanten äußeren Einflüssen, eine Tagesrhythmik, die endogen ist (CASPARY, SACHS, PFEFFER, BARANETZKY, GODLEWSKY, KARSTEN, STREHL, MAYER, DELEANO, EBERDT, STOPPEL, BÜNNING, STERN und KLEINHOONTE[1]).

Diese endogene Rhythmik konnte auch an einzelnen Pflanzenteilen festgestellt werden, wie BÜNNING an *Nymphaea*-Blattausschnitten zeigen konnte. Diese Arbeiten regten dazu an, festzustellen, in wie kleinen Pflanzenteilen eine endogene tagesperiodische Rhythmik nachgewiesen werden kann.

II. Durchführung der Untersuchungen.

Als Untersuchungsmaterial benutzte ich hauptsächlich Wurzeln und Sprosse von *Vicia Faba*, in einzelnen Fällen *Solanum lycopersicum* ("Bonny best").

Um die verschiedenen Ergebnisse miteinander vergleichen zu können, mußte erreicht werden, daß das Untersuchungsmaterial einer jeden Serie homogen war.

Die Bohnen bzw. Tomaten wurden etwa 10 Std in Wasser angequollen und anschließend auf feuchtem Fließpapier in Petrischalen zum Ankeimen gebracht.

[1] Weitere Untersuchungen liegen von SCHMUCKER, JAHNEL, RUBIN, ARZICHOWSKAJA, SPIRIDONOVA und LUTIKOVA vor, die aber in diesem Zusammenhang keine grundlegend neuen Gesichtspunkte beleuchten.

Die Samen, die zur gleichen Zeit aufplatzten, wurden zur weiteren Aufzucht ausgelesen. Die Kulturen wurden in einer großen Schale, die mit feuchten Sägespänen gefüllt war, aufgezogen. Es ist selbstverständlich, daß diese Manipulationen unter ganz konstanten Außenbedingungen stattfanden. Die Beleuchtung bzw. Dunkelheit war dieselbe, wie sie bei den nachfolgenden Untersuchungen benötigt wurde.

A. Leitfähigkeitsmessungen an Wurzeln.

Mit Hilfe der WHEATSTONEschen Brückenschaltung ist es möglich, die Leitfähigkeit einer Flüssigkeit zu bestimmen. Diese Leitfähigkeit

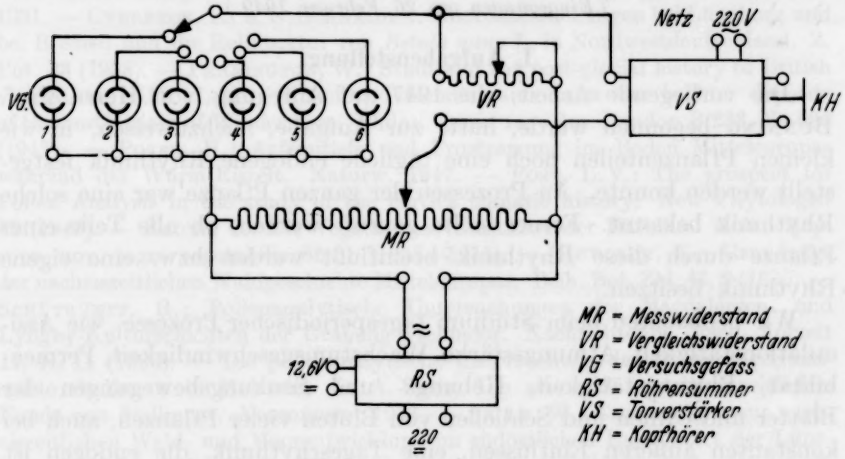


Abb. 1. Schaltung zur Leitfähigkeitsmessung.

ist abhängig von der Anzahl und der Beweglichkeit der Ionen, ferner von der Ladung und der Temperatur. Durch vollkommene Konstanz der Temperatur ist es möglich, diesen äußeren Einfluß auszuschalten.

Verändert man nun die Anzahl der Ionen, die sich in der Flüssigkeit befinden, indem man in diese eine Pflanzenwurzel wachsen läßt, so muß sich hierdurch auch die Leitfähigkeit der Flüssigkeit ändern. Diese Erscheinung wurde benutzt, um festzustellen, in welchem Maße ein Ionenaustausch zwischen der Wurzel und dem sie umgebenden Wasser stattfand. Eine periodische Veränderung der Stoffwechselleistung und von Entwicklungsvorgängen mußte sich sehr wahrscheinlich in einer Periodizität des Ionenaustausches äußern.

Das Schema der hier benutzten Schaltung ist in Abb. 1 wiedergegeben.

Der Meßwiderstand *(MR)* der Brücke war auf eine Walze aufgezogen und bestand aus einem ganz gleichmäßigen besonders für diese Messungen angefertigten Draht. An einem Walzenende war eine Meßskala angebracht, die eine gute Ablesung gewährleistete. Den Ton, der auf die Brückenschaltung gegeben wurde, lieferte ein kleiner Einröhrensummer *(RS)*, der große Verstärker *(VS)*

diente dazu, den Ausgangston der Brücke zu verstärken. So wurde die Genauigkeit des Nullpunktes wesentlich erhöht (s. Abb. 2).

Die Versuchsgefäße *(VG)* bestanden aus Glasröhrchen (s. Abb. 3), in denen sich unten das zu messende Wasser befand. In das Wasser waren zwei Platinelektroden mit einem Abstand von 15 mm eingetaucht. Die Aufhängevorrichtung für den Keimling war so angebracht, daß die Wurzel etwa in der Mitte zwischen den Platinelektroden wachsen konnte. Die Elektroden mußten etwa alle 8 Tage neu platiniert werden, weil nach dieser Zeit der Nullpunkt unscharf wurde. Da die gesamte Apparatur sehr wärmeempfindlich ist, mußten die Gefäße, in denen sich die Wurzeln befanden, in ein Wasserbad gestellt werden (s. Abb. 4), das sich in einem Thermostaten befand.

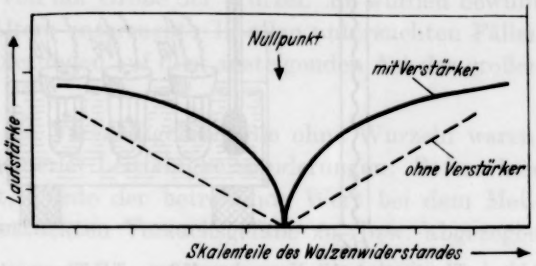


Abb. 2. Verlauf der Lautstärkekurven.

Zur Kontrolle wurden zu jedem besetzten Versuchsgefäß ein Gefäß ohne Wurzeln gegeben. Normalerweise waren 3—4 Gefäße besetzt und die restliche Zahl leer. Diese Kontrollgefäße zeigten sofort an, wenn infolge Temperaturschwankungen, die sich nicht immer vermeiden ließen, Leitfähigkeitsänderungen entstanden, die nicht von den Wurzeln herrührten. Es war darauf zu achten, daß eine Temperaturkonstanz innerhalb mindestens $^1/_{10}{}^0$ erreicht wurde. Der Vergleichswiderstand *(VR)* der Meßbrücke befand sich im Thermostaten, da auch dieser eventuell auf Temperaturschwankungen hätte reagieren können. Mit Hilfe dieser Arbeitsweise wurden etwa 3400 Einzelmessungen zur Ermittlung des Nullpunktes durchgeführt. Die jungen Wurzeln wurden freihängend unmittelbar über der Wasseroberfläche der Versuchsgefäße aufgehängt, so daß die Wurzeln nach kurzer Zeit in das Wasser hineingewachsen waren. Durch Nährstoffaufnahme fand ein Ionenaustausch zwischen der Wurzel und dem Wasser statt. Hierdurch änderte sich die Leitfähigkeit, die mit Hilfe der Brückenschaltung gemessen wurde. Auf die Ablesung von Absolutwerten wurde kein Wert gelegt, da es sich hier darum handelte, lediglich die Verschiebung des Nullpunktes aufzuzeigen.

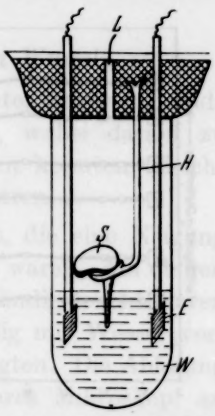


Abb. 3. Versuchsgefäß *(VG)*; *E* Platinelektroden; *H* Glashalterung für den Samen; *S* Samen; *W* Wasser; *L* Luftzutritt.

Als Untersuchungsmaterial wurde hauptsächlich *Vicia Faba* verwendet, und zum Vergleich befanden sich bei jeder Versuchsreihe mindestens eine Wurzel von *Solanum lycopersicum*. Da die Ergebnisse

aber völlig gleich ausfielen, wurden später die Wurzeln der Tomaten nicht weiter untersucht.

Die Samen wurden im Thermostaten angequollen. Das Anquellen und Messen geschah entweder in völliger Dunkelheit oder bei einer

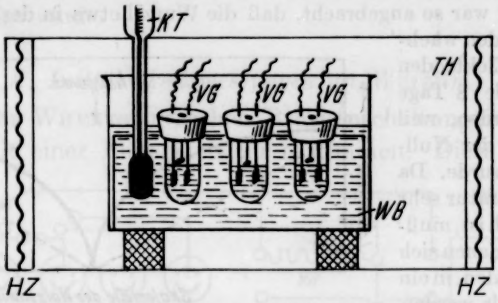


Abb. 4. Thermostat mit Versuchsgefäßen. *TH* Thermostat; *KT* Kontaktthermometer; *WB* Wasserbad; *VG* Versuchsgefäße; *HZ* Heizung Thermostat.

periodischen Beleuchtung von 12 Std Licht und 12 Std Dunkelheit. Als Lichtquelle wurden zwei Glühbirnen mit zusammen 45 Watt benützt. die sich im Abstand von 20 cm über den Versuchsgefäßen befanden,

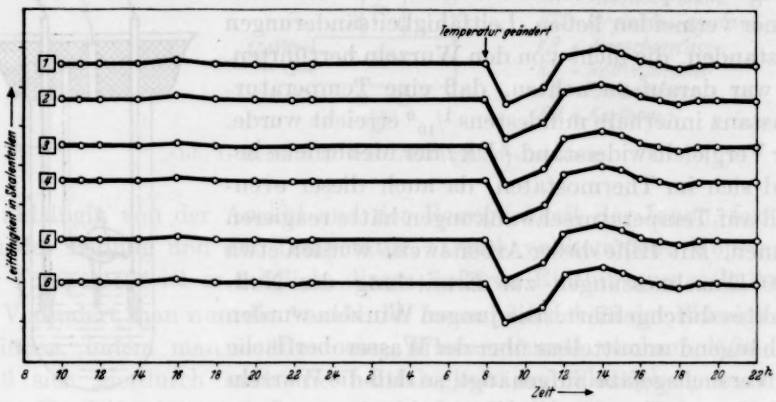


Abb. 5. Leerversuch der sechs Versuchsgefäße.

Meßergebnisse. In den Meßergebnissen zeigte sich kein Unterschied zwischen den in Dunkelheit wachsenden und den mit Licht-Dunkel-Wechsel behandelten Wurzeln. Diese Untersuchungen fanden im Herbst 1947 und im Frühjahr 1948 statt.

Es galt zuerst festzustellen, ob die sechs gleichzeitig in Betrieb befindlichen Versuchsgefäße eine einheitliche Charakteristik hatten. Darum wurde immer ein Teil der Versuchsgefäße leer mit abgelesen, um Außeneinflüsse berücksichtigen zu können. Die Abb. 5 zeigt den Leerversuch der Versuchsgefäße.

Bei den Untersuchungen an vollkommen im Dunkeln angezogenen Keimlingen von *Vicia Faba* und *Solanum lycopersicum* zeigten sich keinerlei rhythmische Erscheinungen, ich konnte lediglich ein gleichmäßiges Ansteigen der Leitfähigkeit des Wassers beobachten. Teils war die Gesamtsteigerung der Kurve schwach, teils stärker. Der Steigungsgrad war abhängig von der Größe der Wurzel. Es wurden bewußt Wurzeln verschiedenen Alters untersucht. In allen untersuchten Fällen lag die Zeitspanne der Ablesungen auf dem ansteigenden Ast der großen Wachstumsperiode.

Die Kontrollen, also die Versuchsgefäße, die ohne Wurzeln waren, zeigten im allgemeinen keinerlei Leitfähigkeitsänderungen. Sofern hier je eine Änderung eintrat, wurde der betreffende Wert bei dem Meßwert der mit Wurzeln bestückten Versuchsgefäße zu- bzw. abgezogen (Abb. 6).

Es wurde nun den Samen und Wurzeln ein regelmäßiger 12:12-stündiger Licht-Dunkel-Rhythmus gegeben. Wieder benutzte ich als Untersuchungsmaterial sowohl *Vicia Faba* als auch *Solanum lycopersicum*. Die Leitfähigkeitskurven zeigten auch hier einen gleichmäßigen Anstieg (Abb. 7).

B. Wachstumsgeschwindigkeitsmessungen an Wurzeln.

Es galt eine Methode zu finden, die es ermöglichte, länger dauernde Wachstumsmessungen an Wurzeln durchzuführen, wobei darauf zu achten war, daß die Wurzeln ganz gerade wachsen konnten, gleichmäßige Feuchtigkeit, Beleuchtung und Wärme hatten.

Die Samen wurden in kleinen Rinnen befestigt, die eine Neigung von etwa 45° besaßen und mit Fließpapier ausgelegt waren. Am oberen Ende der Rinne befanden sich Wattepakete, die ständig feucht waren und so die Rinne durch das Fließpapier gleichmäßig mit Wasser versorgten, welches die Wurzeln zum Wachstum benötigten. Die Ablesung geschah durch ein parallel zur Rinne verschiebbares Mikroskop, an dessen Meßskala der betreffende Längenzuwachs jeweils abgelesen werden konnte.

Bei einer Hälfte der Untersuchungsserien wurden die Wurzeln in Dauerlicht beobachtet, bei der anderen Hälfte in 12:12stündigem Licht-Dunkel-Rhythmus abgelesen. Zur Zeit der Dunkelheit wurde bei grünem Licht abgelesen.

Meßergebnisse. Die Meßergebnisse zeigten sowohl im Dauerlicht als auch im 12:12stündigem Licht-Dunkel-Rhythmus keinerlei tagesperiodische Wachstumsschwankungen. Bei eventuellen einzelnen größeren oder kleineren Wachstumszunahmen konnten immer Apparaturfehler festgestellt werden, die durch Ausfall der Wasserversorgung oder Lösen

des Samens von der Unterlage entstanden waren. Als Untersuchungsmaterial dienten hauptsächlich Wurzeln von *Vicia Faba*, in vereinzelten

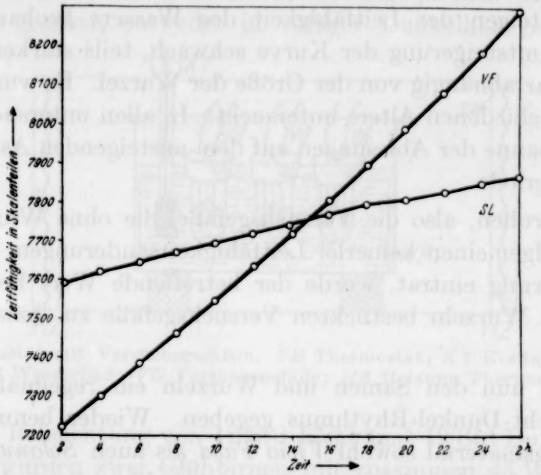


Abb. 6. Leitfähigkeitskurven für die Lösung mit einer sehr jungen Wurzel von *Solanum lycopersicum (SL)* und einer älteren Wurzel von *Vicia Faba (VF)* bei vollkommener Dunkelheit.

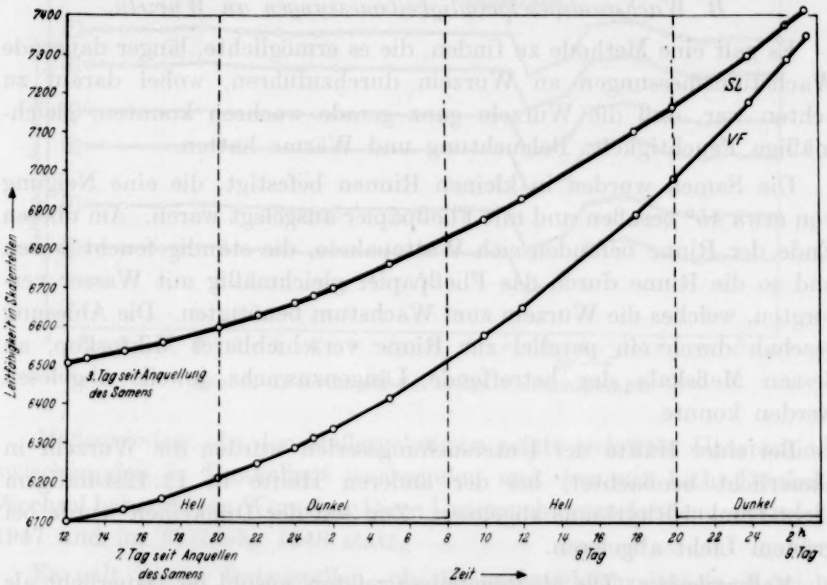


Abb. 7. Leitfähigkeitskurven für Lösungen mit einer Wurzel von *Solanum lycopersicum (SL)* und einer Wurzel *Vicia Faba (VF)* bei 12:12stündigem Licht-Dunkel-Wechsel.

Fällen auch noch *Solanum lycopersicum* (Bonny best), die dieselben Ergebnisse zeigten (Abb. 8 und 9).

C. Kernteilungsuntersuchungen an Wurzeln.

Mit Hilfe der Auszählung von einer größeren Anzahl von Zellen mußte es möglich sein, hier einen Einblick in die Häufigkeit der

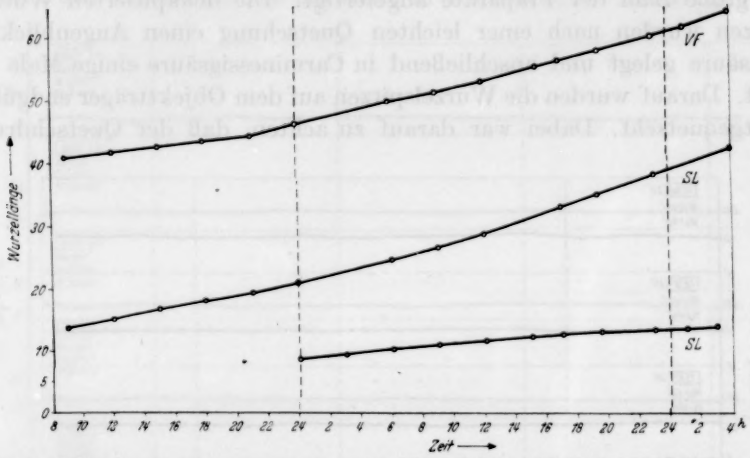


Abb. 8. Längenwachstumsmessungen unter Dauerlicht an Wurzeln von *Solanum lycopersicum (SL)* und *Vicia Faba (VF)*. Bei Versuchsbeginn hatten die Wurzeln eine Länge von etwa 6 mm.

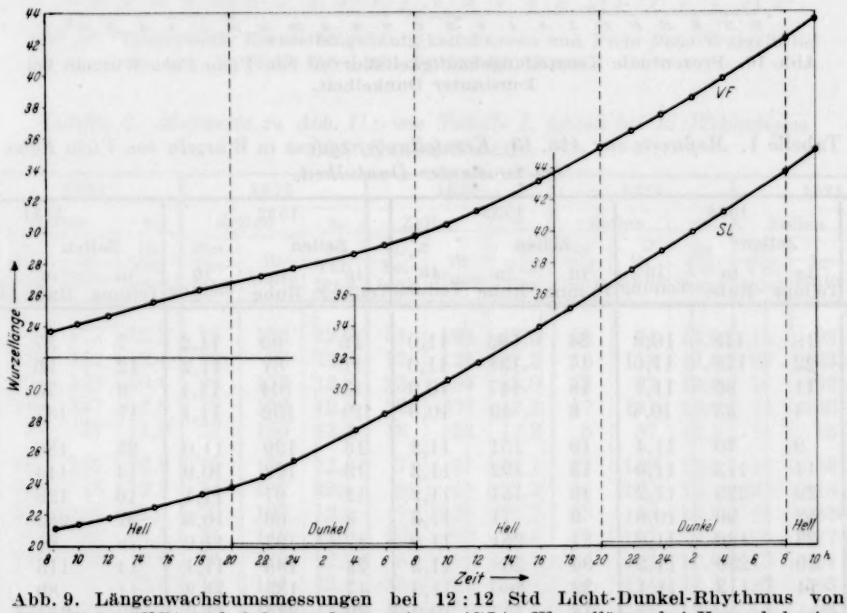


Abb. 9. Längenwachstumsmessungen bei 12 : 12 Std Licht-Dunkel-Rhythmus von *Vicia Faba (VF)* und *Solanum lycopersicum (SL)*. Wurzellänge bei Versuchsbeginn etwa 7 mm.

Zellteilungen zu erlangen. Am günstigsten war das Auszählen aller Phasen der Mitose (Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase).

Stets wurde die Wachstumszone unterhalb der Dermatogenschicht in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes beobachtet.

Mit Hilfe der Schnellfärbemethode von GEITLER und HEITZ wurde die große Zahl der Präparate angefertigt. Die dekapitierten Wurzelspitzen wurden nach einer leichten Quetschung einen Augenblick in Salzsäure gelegt und anschließend in Carminessigsäure einige Male erhitzt. Darauf wurden die Wurzelspitzen auf dem Objektträger endgültig breitgequetscht. Dabei war darauf zu achten, daß der Quetschdruck

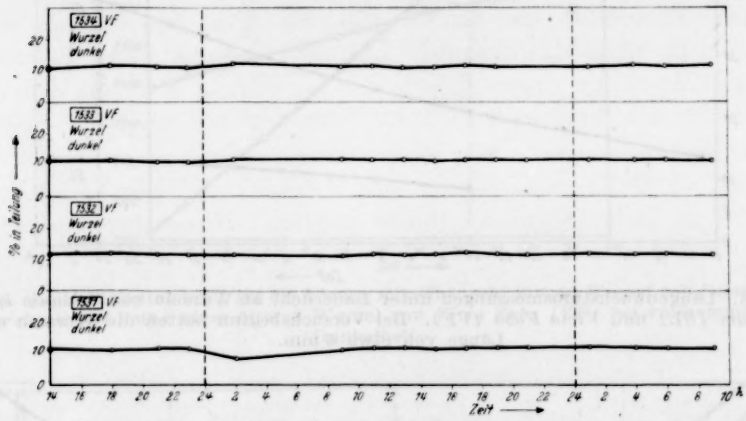


Abb. 10. Prozentuale Kernteilungshäufigkeitskurven von *Vicia Faba*-Wurzeln bei konstanter Dunkelheit.

Tabelle 1. *Meßwerte zur Abb. 10; Kernteilungsfrequenz in Wurzeln von Vicia Faba bei konstanter Dunkelheit.*

Tageszeit	1534			1533			1532			1531		
	Zellen		%	Zellen		%	Zellen		%	Zellen		%
	in Teilung	in Ruhe	in Teilung	in Teilung	in Ruhe	in Teilung	in Teilung	in Ruhe	in Teilung	in Teilung	in Ruhe	in Teilung
14^{00}	18	148	10,8	24	195	11,0	12	95	11,2	7	57	11,0
18^{00}	22	178	11,0	17	138	11,0	11	87	11,2	12	96	10,5
21^{00}	11	86	11,1	18	147	10,9	13	104	11,1	9	73	11,0
23^{00}	4	33	10,8	6	49	10,9	19	152	11,1	17	137	11,0
2^{00}	9	70	11,4	19	151	11,2	16	129	11,0	23	186	8,0
9^{00}	14	113	11,0	13	102	11,3	15	122	10,9	14	114	10,9
11^{00}	29	229	11,2	19	151	11,2	12	97	11,1	16	128	11,2
13^{00}	12	99	10,8	9	71	11,3	8	66	10,8	32	252	11,3
15^{00}	23	186	11,0	31	251	11,0	17	137	11,0	8	65	11,0
17^{00}	29	230	11,2	34	268	11,3	23	185	11,1	14	113	11,1
19^{00}	14	113	11,1	33	260	11,3	17	135	11,2	11	89	11,0
21^{00}	—	—	—	18	147	10,9	29	234	11,0	32	254	11,2
1^{00}	16	134	10,7	13	104	11,1	17	133	11,3	24	191	11,2
4^{00}	30	235	11,3	13	103	11,2	21	169	11,1	19	150	11,3
6^{00}	16	130	11,0	17	135	11,2	17	135	11,2	7	57	11,0
9^{00}	25	196	11,3	21	168	11,1	6	49	10,9	34	269	11,2

nur genau senkrecht geschah, da sonst das Präparat unbrauchbar wurde.

Mit Hilfe dieser Methode wurden Serien von Wurzelspitzen von *Vicia Faba* untersucht, die entweder in vollkommener Dunkelheit und

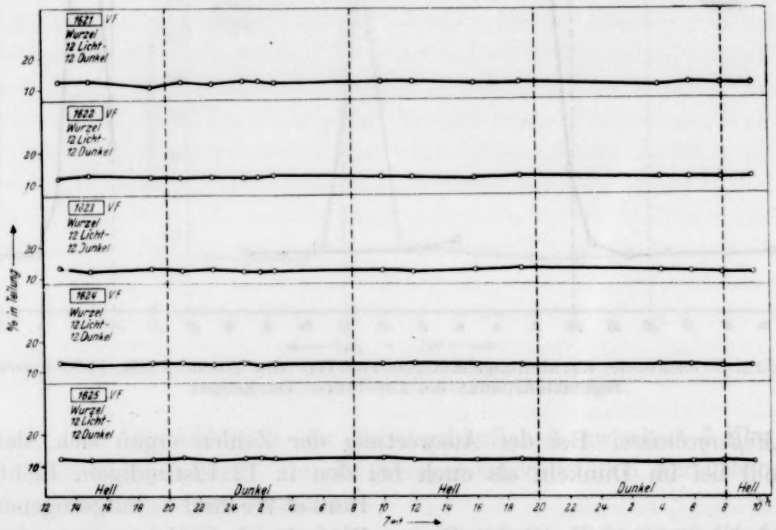


Abb. 11. Prozentuale Kernteilungshäufigkeitskurven von *Vicia Faba*-Wurzeln bei 12:12 Std Licht-Dunkel-Rhythmus.

Tabelle 2. *Meßwerte zu Abb. 11; wie Tabelle 1, jedoch bei 12:12stündigem Licht-Dunkel-Wechsel.*

Tageszeit	1621			1622			1623			1624			1625		
	Zellen		%	Zellen		%	Zellen		%	Zellen		%	Zellen		%
	in Teilung	in Ruhe	in Teilung	in Teilung	in Ruhe	in Teilung	in Teilung	in Ruhe	in Teilung	in Teilung	in Ruhe	in Teilung	in Teilung	in Ruhe	in Teilung
13^{00}	24	172	12,3	18	132	12,0	31	198	13,5	14	94	13,0	13	93	12,3
15^{00}	19	134	12,4	13	89	12,8	17	122	12,2	16	118	12,0	22	163	11,9
19^{00}	17	142	10,8	24	173	12,2	23	154	13,0	13	87	13,0	18	132	12,0
21^{00}	24	163	12,8	18	132	12,0	32	227	12,4	17	121	13,0	25	169	12,9
23^{00}	5	37	11,9	22	156	12,4	18	122	12,9	8	57	12,3	11	82	11,8
1^{00}	18	121	12,9	19	139	12,0	7	51	12,1	22	149	12,9	12	83	12,6
2^{00}	13	88	12,9	14	102	12,1	9	65	12,2	26	190	12,1	31	215	12,6
3^{00}	21	153	12,1	29	197	12,8	17	121	12,3	23	158	12,8	21	151	12,2
10^{00}	14	96	12,8	21	143	12,8	26	179	12,7	17	117	12,8	26	177	12,8
12^{00}	17	122	12,9	26	179	12,7	8	58	12,1	24	162	12,9	13	94	12,2
16^{00}	11	81	12,0	14	101	12,2	23	157	12,8	16	114	12,3	23	163	12,4
19^{00}	22	156	12,4	18	122	12,9	14	93	13,1	21	148	12,4	14	98	12,5
4^{00}	13	99	11,6	24	163	12,8	19	128	12,9	12	82	12,8	8	58	12,1
6^{00}	25	171	12,8	16	109	12,8	27	192	12,4	23	157	12,8	25	173	12,6
8^{00}	31	219	12,4	28	201	12,3	34	232	12,8	18	130	12,2	13	89	12,8
10^{00}	27	189	12,5	19	128	12,9	24	173	12,2	25	177	12,4	16	114	12,4

sonstigen konstanten Außenbedingungen oder in 12:12stündigem Licht-Dunkel-Wechsel in feuchtem Sägemehl aufgezogen waren.

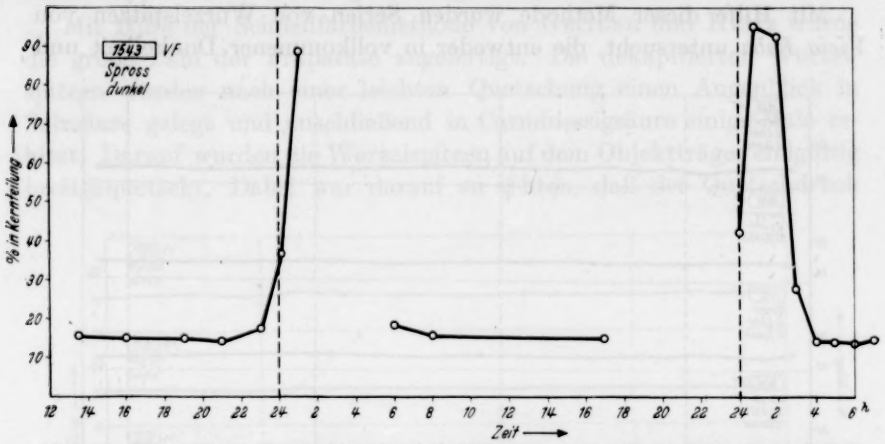


Abb. 12. Prozentuale Kernteilungshäufigkeitskurven von einem *Vicia Faba*-Sproßvegetationspunkt bei konstanter Dunkelheit.

Meßergebnisse. Bei der Auswertung der Zahlen ergab sich, daß sowohl bei im Dunkeln als auch bei den in 12:12stündigem Licht-Dunkel-Wechsel aufgezogenen Wurzeln keinerlei prozentuale Verschiedenheiten in der Zahl der Kernteilungen auftraten. Die Berechnung des Fehlers ergab in den vorliegenden gemessenen Fällen (1531, 1532, 1533, 1534) höchstens $\pm$ 1,6; bei den übrigen Messungen in diesem Abschnitt war der mittlere Fehler noch geringer (Abb. 10 und Tabelle 1).

Tabelle 3. *Meßwerte zu Abb. 12; Kernteilungsfrequenz im Sproßvegetationspunkt von Vicia Faba bei konstanter Dunkelheit.*

Tageszeit	1543		
	Zellen		%
	in Teilung	in Ruhe	in Teilung
13^{30}	27	150	15,3
16^{00}	14	81	14,8
19^{00}	21	120	14,9
21^{00}	15	95	13,7
23^{00}	41	197	17,2
24^{00}	27	48	36,2
6^{00}	19	82	18,6
8^{00}	12	65	15,6
17^{00}	21	119	15,0
2^{00}	152	13	92,0
3^{00}	39	104	27,3
4^{00}	18	112	13,8
5^{00}	16	99	13,9
6^{00}	14	87	13,2
7^{00}	7	41	14,6

Anschließend wurden dieselben Untersuchungen bei 12:12stündigem Licht-Dunkel-Wechsel fortgesetzt und auch hierbei waren keine rhythmischen Erscheinungen festzustellen. Die Abb. 11 und Tabelle 2 zeigt die Kurven.

Nach Abschluß der Arbeit wurden mir noch die Untersuchungen von BRAUER am gleichen Objekt bekannt. Herr Prof. OEHLKERS sandte uns freundlicherweise die Korrektur BRAUERs; es heißt

darin: „Die Kernteilungsfrequenz ist ferner im großen und ganzen gleichmäßig über alle Tagesstunden verteilt mit einem Höchstwert gegen 11 Uhr mittags." Die tageszeitlichen Differenzen sind aber recht gering

Abb. 13. Prozentuale Kernteilungshäufigkeitskurven von einem *Vicia Faba*-Sproßvegetationspunkt bei konstanter Dunkelheit.

und „nur die Differenz der Teilungshäufigkeit zwischen 5 Uhr und 11 Uhr ist gesichert". Da die Temperaturen in den Versuchsreihen Brauers tagesperiodisch zwischen 20 und 26° schwankten, erscheint es möglich, daß diese ziemlich geringe Abweichung von der völligen Gleichmäßigkeit durch die Temperaturschwankungen bedingt ist.

Tabelle 4. *Meßwerte zu Abb. 13; wie Tabelle 3.*

Tageszeit	1551		
	Zellen		%
	in Teilung	in Ruhe	in Teilung
17^{00}	17	103	14,2
19^{00}	23	146	13,6
21^{00}	27	171	13,6
22^{00}	14	89	13,2
23^{00}	7	39	15,2
24^{00}	34	42	45,0
1^{00}	84	11	88,5
2^{00}	51	42	55,0
3^{00}	14	72	16,3
9^{00}	24	139	14,8
10^{00}	17	113	13,1
12^{00}	21	132	13,1
15^{00}	31	194	13,8

D. Kernteilungsuntersuchungen am Sproß.

Anschließend an die Kernteilungsuntersuchung der Wurzeln wurden zur Kontrolle dieselben Untersuchungen mit dem Sproßvegetationspunkt durchgeführt, um festzustellen, ob zwischen diesen beiden ein Unterschied vorliegen könnte. Die Behandlung geschah vollkommen gleichartig wie bei den Kernteilungsuntersuchungen unter Abschnitt C. Es wurden aber lediglich Pflanzen benutzt, die unter vollkommener Dunkelheit angezogen worden waren.

Meßergebnisse. Die Meßergebnisse harmonierten mit bereits Bekanntem: Es stellte sich heraus, daß tagsüber eine sehr gleichmäßige geringe

Zahl der Kernteilungen vorlag. Dagegen stieg diese prozentuale Kernteilungszahl zwischen Mitternacht und 3 Uhr sehr schnell an und erreichte verhältnismäßig hohe Werte. Schon auf den ersten Blick konnte man erkennen, daß um diese Zeit die Kernteilungen in vollem Gang waren. Es wurde nun versucht, die Samen zu anderen Zeiten anzuquellen und zu verschiedenen Zeiten auf dem Versuchsnährboden auszupflanzen, um eventuell festzustellen, ob irgendeine Verschiebung der Zeiten stattfand, in denen die höchsten Kernteilungsraten lagen. Die Meßergebnisse zeigten aber, daß es sich grundsätzlich immer um die Zeit nach Mitternacht handelte, in der das Maximum der Kernteilungen lag. Teilweise zeigte sich eine überaus verblüffende Pünktlichkeit. Abb. 12 und Tabelle 3 zeigt den Verlauf einer Untersuchungsreihe über 3 Tage. Am ersten Tag wurde bis Mitternacht gemessen, während am zweiten Tag nur tagsüber wenige Werte bestimmt wurden, um dann am dritten Tag gleich um 0 Uhr zu beginnen. Um einen genauen Kurvenverlauf zu bekommen, wurden einige Serien innerhalb von 24 Std durchgehend gemessen, in der Zeit von 22 Uhr bis 3 Uhr jede Stunde. Abb. 13 und Tabelle 4 zeigt den Verlauf einer der Kurven.

III. Besprechung der Ergebnisse.

Bei den beschriebenen Untersuchungen wurde ganz besonders auf die völlige Konstanz der Außenbedingungen Wert gelegt. Es schien mir vor allen Dingen wichtig, keinerlei Temperaturschwankungen zuzulassen und nur immer unter gleichartigen Bedingungen durchgeführte Serien zu vergleichen. Gleichlaufende Leerversuche bei den Leitfähigkeitsuntersuchungen zeigten jeden unerwünschten äußeren Einfluß sicher an. Die vorliegenden Ergebnisse weisen nun einen grundsätzlichen Unterschied zwischen dem Wurzel- und dem Sproßvegetationspunkt auf. Mit den oben beschriebenen Meßmethoden konnten am Wurzelvegetationspunkt oder an den von ihm gebildeten Zellen keinerlei tagesperiodische Erscheinungen erfaßt werden. Um möglichst sichere Resultate zu erhalten, wurden verschiedenartige Untersuchungsmethoden angewendet, die alle drei übereinstimmend das negative Ergebnis zeigten.

Dagegen liegen die Verhältnisse am Sproßvegetationspunkt anders, hier zeigte sich mit Hilfe derselben Untersuchungsmethode eine eindeutige Rhythmik. Interessanterweise liegen die Teilungsmaxima zeitlich fest. Auch nachdem der Anquellungsbeginn zu anderen Stunden vorgenommen wurde — damit verschob sich auch der Aussaatbeginn — fand immer nach Mitternacht die größten Teilungsraten. Es bleibt die Frage offen, welcher Faktor diese rhythmische Steuerung in den Sproßzellen veranlaßt.

Ich halte es für lohnend, den Plastiden Aufmerksamkeit zu schenken. Sind es etwa die ergrünungsfähigen Plastiden, die diese rhythmische Steuerung übernehmen? Hierfür sprechen einige Beobachtungen, so

die Rolle von Plastiden und Plastidenfarbstoffen bei Kernteilungen. Nach BAUERS Untersuchungen an Moosen ist es sicher, daß jeder Zellteilung die Plastidenteilung vorausgeht. Bei einer Schädigung der Plastiden bleibt die Zellteilung aus; erst nach der Regeneration der Plastiden und deren Teilung findet wieder eine normale Zellteilung statt. OEHLKERS konnte dann ferner nachweisen, daß der Einfluß der Plastiden auf die Meiosis über ihre Funktion als Träger der Assimilation erfolgt.

Ein weiteres Beispiel für die Abhängigkeit der Kernteilung von Plastidenfarbstoffen liefert uns das *Gramineen*-Mesokotyl: Bekanntlich wird das Wachstum dieses Mesokotyls durch Licht gehemmt, wobei eine Teilungsbeeinflussung wenigstens mitwirkt. Dieser Lichteinfluß nun wird durch Strahlungsabsorption in Farbstoffen vermittelt, die nahe Beziehung zum Chlorophyll haben (WEINTRAUB und PRICE).

Auch bei Untersuchungen von STOPPEL zeigte sich, daß Plastiden an der Steuerung der Rhythmik mitwirken können. Die tageszeitliche Lage des Überganges in die Schlafstellung der Blätter hing von dem Zeitpunkt der Verdunkelung am Tag vorher ab. So wird die Vermutung nahegelegt, daß ergrünungsfähige (wenn auch wohl nicht notwendig grüne) Plastiden für den Rhythmus entscheidend wichtig sind. Diese Schlußfolgerungen kann man nach STOPPELS Versuchen und nach BÜNNINGS Hinweis, daß in den Plastiden bestimmte Fermente mit tagesperiodischen Aktivitätsschwankungen lokalisiert sind, ziehen. Es bleibt nur die weitere Frage offen, wie die tagesperiodische Steuerung erreicht wird. Als wichtiger Faktor ist das Licht bekannt, das aber offenbar — wie Untersuchungen bei konstanter Dunkelheit zeigten — nicht als einziger Einfluß neben der Temperatur bestimmend ist. Auf jeden Fall müssen wir annehmen, daß in der Pflanze eine sehr hohe Labilität gegenüber den Faktoren vorhanden ist, die wir nicht ohne weiteres kontrollieren können.

An diesem Punkt werden die Untersuchungen hier am Institut fortgesetzt.

Zusammenfassung.

Der Wurzel- und Sproßvegetationspunkt von *Vicia Faba* und *Solanum lycopersicum* wurde auf tagesperiodische Erscheinungen untersucht.

1. Leitfähigkeitsmessungen, die an Wasser vorgenommen wurden, in dem Wurzeln, die unter vollkommener Dunkelheit und konstanter Temperatur angezogen wurden, wuchsen, zeigten keinerlei tagesperiodische Änderungen der Meßwerte, die auf eine Periodizität von Stoffwechsel- oder Entwicklungsvorgängen schließen lassen könnten.

2. Dasselbe Ergebnis wurde bei Pflanzen gefunden, die vom Beginn des Anquellens an mit 12:12stündigem Licht-Dunkel-Rhythmus behandelt wurden.

3. Es wurde die Wachstumsgeschwindigkeit von Wurzeln, die unter konstanten Bedingungen angezogen worden waren, gemessen. Die Meßergebnisse zeigten sowohl im Dauerlicht als auch im 12:12stündigen Licht-Dunkel-Rhythmus keinerlei tagesperiodische Wachstumsschwankungen.

4. Unter Benutzung einer Schnellfärbemethode wurden etwa stündlich die Kernteilungen in der Nähe des Wurzelvegetationspunktes ausgezählt. Die Pflanzen wurden unter konstanten Bedingungen angezogen. Bei der Auswertung der Ergebnisse zeigte es sich, daß sowohl bei im Dunkeln, als auch bei den in 12:12stündigem Licht-Dunkel-Wechsel aufgezogenen Wurzeln keinerlei Verschiedenheiten in der Häufigkeit der Kernteilung auftraten.

5. Bei denselben Untersuchungen am Sproßvegetationspunkt zeigten sich die unter 4. genannte Gleichmäßigkeit nicht. Es stellte sich heraus, daß tagsüber eine sehr gleichmäßige geringe Kernteilungsfähigkeit vorlag. Diese Kernteilungszahl stieg grundsätzlich zwischen 0 und 3 Uhr sehr schnell an und erreichte verhältnismäßig hohe Werte, und fiel dann wieder steil ab.

Im Zusammenhang mit älteren Erfahrungen wird vermutet, daß die Gegenwart ergrünungsfähiger Plastiden für die Erscheinung der tagesperiodischen Vorgänge in der Pflanze notwendig sind.

Literatur.

Bauer: Flora (Jena) **136**, 30 (1942). — Brauer: Planta (Berl.) **1949** (im Druck). — Bünning u. Stern: Ber. dtsch. bot. Ges. **48**, 227 (1930). — Bünning: Ber. bot. Ges. **53**, 594 (1935); **54**, 590 (1937). — Jb. Bot. **81**, 411 (1935). — Erg. Biol. **13**, 235 (1936). — Z. Bot. **37**, 433 (1942). — Naturw. **33**, 271 (1946). — Caspary: Flora (Jena) **39**, 167 (1856). — Curtiss: Bull. Torry bot. Club **29** (1902). — Eberdt: Die Transpiration der Pflanze usw. Marburg 1898. — Geitler u. Heitz: Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenuntersuchungen. Berlin 1942. — Jahnel: Jb. Bot. **86**, 527 (1938). — Karsten: Z. Bot. **7**, 1 (1915); **10**, 1 (1918). — Kleinhoonte: Jb. Bot. **75**, 679 (1932). — Koeppen: Diss. Moskau 1870. — Meyer u. Deleano: Z. Bot. **3**, 657 (1911); **5**, 209 (1913). — Oehlkers: Naturw. **28**, 219 (1940). — Pfeffer: Pflanzenphysiologie, Bd. II. Leipzig 1904. — Romell: Sv. bot. Tidskr. **12**, 446 (1918). — Rubin, Arzichowskaja, Spiridonova: Siehe Kurssanov, Adr. in Enzym. a. rel subj. **1**, 350 (1941). — Sachs: Arb. bot. Inst. Würzbg **1**, 99 (1874). — Spoehr: Bot. Gaz. **59** (1915). — Stålfelt: Sv. bot. Tidskr. **13**, 61 (1919); **14**, 186 (1920). — Diss. Stockholm 1921. — Ark. Bot. **33A**, N: 04 (1946). — Stoppel: Z. Bot. **2**, 369 (1910); **8**, 604 (1916). — Verh. der 2. Konferenz int. Ges. biol. Rhythmusforsch. 1939. Stockholm 1940. — Planta (Berl.) **30**, 695 (1940). — Strehl: Diss. Leipzig 1874. — Weintraub u. Price: Smithsonian Misc. Coll. **106** (1947). — White: Amer. J. Bot. **25**, 223 (1938).

Dr. Hans Rotta, Stuttgart-N, Am Kriegsbergturm 35/1.

Planta, Bd. 37, S. 413—430 (1949).

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Medizinische Forschung, Heidelberg.

GEBUNDENER UND FREIER WUCHSSTOFF IN FLEISCHIGEN FRÜCHTEN.

Von

FRANZ MOEWUS.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 29. Januar 1949.)

I. Einleitung.

Seit der Einführung des *Avena*-Koleoptil-Krümmungstestes (WENT 1928) zum Nachweis von pflanzlichen Wuchsstoffen sind 20 Jahre vergangen. Dieser Test sowie einige andere, in der Zwischenzeit gefundene haben es ermöglicht, pflanzliches Material zur Isolierung von Wuchsstoffen aufzuarbeiten. Es sind nachgewiesen worden: 1. die Auxine a und b von KÖGL, ERXLEBEN und HAAGEN-SMIT (1934) in Malz und Maisöl, 2. Heteroauxin oder β-Indolylessigsäure von HAAGEN-SMIT, LEECH und BERGREN (1941), BERGER und AVERY (1944), DANDLIKER (1945) in Maiskörnern, von WILDMAN und BONNER (1947) in Spinatblättern und von BONNER (nach brieflicher Mitteilung) in *Avena*-Koleoptilen. Über die chemische Natur der Wuchsstoffe in anderen Pflanzen ist nichts Sicheres bekannt. Da sich Auxin und Heteroauxin in ihrer Empfindlichkeit gegen Säure und Lauge unterscheiden sollen — Heteroauxin wird durch HCl, Auxin durch KOH zerstört (vgl. ERXLEBEN 1935) —, hat man versucht, auf diese Weise zu entscheiden, ob in einem Pflanzenextrakt Auxin oder Heteroauxin enthalten ist bzw. wie groß die Anteile dieser beiden Wuchsstoffe sind (vgl. z. B. GUTTENBERG und LEHLE-JOERGES 1947). Auf dieses Problem der pflanzlichen Wuchsstoff-Forschung soll hier nicht näher eingegangen werden.

In den letzten Jahren ist festgestellt worden, daß der in verschiedenen Pflanzen enthaltene Wuchsstoff an Proteine gebunden sein kann, unter anderen bei *Lemna minor* nach SKOOG und THIMANN (1940), THIMANN und SKOOG (1940), in Tabak- und Tomatenblättern nach THIMANN, SKOOG und BYER (1942), in Spinatblättern nach WILDMAN und GORDON (1942), WILDMAN und BONNER (1947), in *Avena*-Koleoptilen (BONNER und WILDMAN 1947), in Kartoffelknollen nach MOEWUS (1948a) und WIELAND, FISCHER und MOEWUS (1948). Der gebundene Wuchsstoff kann durch proteolytische Fermente (Trypsin, Chymotrypsin, Pankreatin) oder durch alkalische Hydrolyse in Freiheit gesetzt werden.

Da bei der alkalischen Hydrolyse ein Teil des Wuchsstoffes zerstört wird, ist für quantitative Bestimmungen die enzymatische Behandlung vorzuziehen.

Im biologischen Test ist nur der freie Wuchsstoff bestimmbar, weil nur dieser durch die Zellmembranen in das Versuchsobjekt eindringen kann. Stellt man daher in einem pflanzlichen Extrakt vor und nach der Proteolyse den Wuchsstoffgehalt fest, dann kann die Menge des freien Wuchsstoffes *und* die Menge des gebundenen Wuchsstoffes bestimmt werden. Voraussetzung ist jedoch, daß die Zellen bei der Extraktherstellung zerstört werden. Denn nur dann wird man durch die Enzymeinwirkung den gebundenen Wuchsstoff freilegen können. Um z. B. die Zellen von Blättern restlos aufzuschließen, müssen komplizierte Methoden angewandt werden (vgl. WILDMAN und BONNER 1947). In fleischigen Früchten wie Kirschen oder Johannisbeeren haben wir jedoch Pflanzenteile zur Verfügung, deren Zellen bereits im unreifen Zustand auf einfache Weise fast völlig zerstört werden können, wie man sich durch mikroskopische Beobachtung überzeugen kann. Aus diesem Grunde sind derartige Organe als Ausgangsmaterial verwendet worden.

Legt man Koleoptilzylinder von *Avena sativa* in eine Lösung, die Heteroauxin enthält, dann ist nach einiger Zeit in den Zellen ein erhöhter Gehalt an gebundenem Wuchsstoff nachweisbar (BONNER und WILDMAN 1947). Dieser Versuch gelingt nicht nur in vivo, sondern auch in vitro: Setzt man einem Extrakt aus Kartoffelknollen inaktiviertes Heteroauxin zu, so kann es durch Proteolyse wieder in Freiheit gesetzt werden (MOEWUS 1948a). Das zugefügte Heteroauxin ist also nicht etwa zerstört worden.

Will man lebhaft wachsende Zellgewebe und ruhende Zellgewebe vergleichend untersuchen, dann erweisen sich wiederum unreife und reife Früchte als besonders geeignet. An *Sorbus aucuparia* (Vogelbeeren) ist im Jahre 1947 festgestellt worden, daß Früchte verschiedenen Reifegrades sich in ihrem Gehalt an freiem Wuchsstoff nicht unterscheiden (MOEWUS 1948d). Jedoch war es notwendig, diese Versuche fortzusetzen, weil infolge der im Sommer 1947 herrschenden abnormen Hitze und Trockenheit, die zur Notreife vieler Früchte führte, kein normales Bild erhalten werden konnte (vgl. MOEWUS 1948e). In der vorliegenden Arbeit ist mit Hilfe des Kressewurzeltestes an unreifen und reifen Kirschen sowie an schwarzen Johannisbeeren folgendes bestimmt worden: 1. der Gehalt an freiem Wuchsstoff, 2. der Gehalt an gebundenem Wuchsstoff. 3. die Fähigkeit zur Inaktivierung zugesetzten Heteroauxins und dessen enzymatische Freilegung, 4. die Zerstörung des Wuchsstoffes durch ein in Erbsen vorkommendes Heteroauxin spaltendes Ferment (TANG und BONNER 1947).

II. Der Kressewurzeltest.

Für die Ausführung des Kressewurzeltestes gelten folgende Vorschriften (vgl. Moewus 1948b, c, d). Vor der Aussaat (Samen der Gartenkresse, *Lepidium sativum*) sind alle graubraun gefärbten, durch geringe Größe auffallenden oder irgendwie beschädigt erscheinenden Samen auszusortieren. Die Samen sollen nach 20 Std bei 27° im Dunkeln zu mindestens 90% gekeimt sein. Für den Test werden Keimlinge mit 5 mm langen Wurzeln verwendet. Die Anzucht der Testkeimlinge erfolgt in Petrischalen von 9 cm Durchmesser. Jede Schale ist mit 2 Lagen Filtrierpapier ausgelegt, die mit 6 cm^3 doppelt destillierten Wassers angefeuchtet sind. 18—20 Std vor Versuchsbeginn werden je Schale 100 aussortierte Samen ausgesät. Die Samen dürfen sich nicht berühren. Die Keimung geht bei 27° im Dunkeln vor sich.

Die Testkeimlinge mit 5 mm langen, gerade gestreckten Wurzeln müssen den Anzuchtschalen dann entnommen werden, wenn die längsten Wurzeln noch nicht über 8 mm lang sind. Nur unter dieser Bedingung verhalten sich die Testkeimlinge mit 5 mm langen Wurzeln physiologisch sehr gleichartig. Wartet man, bis einige Keimlinge 10 mm lange oder längere Wurzeln haben, dann befinden sich unter den Keimlingen mit 5 mm-Wurzeln Nachzügler, die langsamer wachsen und welche die Ursache für starke individuelle Schwankungen sind. Die erforderlichen Testkeimlinge sind 18—20 Std nach der Aussaat zu etwa 20—30% vorhanden. Das Abmessen der Wurzeln an den Keimlingen erfolgt mit einem auf 5 mm eingestellten Stechzirkel (± 0,4 mm). Gemessen wird von der Wurzelspitze bis zum Ende der Wurzelhaarzone, die deutlich zu erkennen ist.

Die Versuchsschalen sind auch mit 2 Lagen Filtrierpapier ausgelegt, die mit 5 cm^3 der Versuchslösung angefeuchtet sind. In jede Petrischale kommen 10 Testkeimlinge mit 5 mm langen Wurzeln. Die einzelnen Keimlinge müssen in genügendem Abstand voneinander ausgelegt sein, damit keine gegenseitigen Wachstumsbeeinflussungen auftreten. Nach 17 Std bei 27° im Dunkeln werden die erreichten Wurzellängen durch Auflegen auf Millimeterpapier gemessen. Bestimmt werden nur ganze Millimeter.

Alle verwendeten Glasgeräte sind mit Chromschwefelsäure zu reinigen, nach gründlichem Wässern in destilliertem Wasser auszukochen und zu sterilisieren. Das Aussuchen und Auflegen von 10 Testkeimlingen (mit einer Pinzette) dauert etwa 1—2 min. Aus jeder Anzuchtschale werden nur 10 Testkeimlinge entnommen. Es müssen also so viel Anzuchtschalen angesetzt werden, wie Petrischalen mit Versuchslösungen getestet werden sollen. Die Herstellung der Versuchslösungen (z. B. Verdünnungen) sowie das Ansetzen der Versuchsschalen wird in einem thermokonstanten Raum (27°) bei dunkelrotem Licht ausgeführt.

Eine große Bedeutung hat die Wasserkontrolle, die an jedem Versuchstag angesetzt werden muß. Der Zuwachsmittelwert der Wasserkontrolle ist die Bezugsgröße für die Zuwachsmittelwerte der übrigen Versuche. Es werden dann die prozentualen Hemmungen oder Förderungen gegenüber der Wasserkontrolle angegeben. Der Zuwachsmittelwert der Wasserkontrolle zeigt weiter an, ob das Wachstum während der 17stündigen Versuchszeit normal oder irgendwie gestört gewesen ist. Der Zuwachsmittelwert der Wasserkontrolle muß zwischen 16,6 und 17,4 mm liegen, d. h. die Kressewurzeln müssen während der Versuchszeit im Durchschnitt 1 mm in der Stunde weitergewachsen sein. Wird an einem Versuchstag ein Zuwachsmittelwert außerhalb dieser Grenzen festgestellt, dann dürfen die Versuche nicht ausgewertet werden. Das Zahlenmaterial würde bei einer statistischen Überprüfung inhomogen sein. Solche Ausfälle können gelegentlich vorkommen, und zwar durch Temperaturschwankungen während der Versuchszeit, durch schlechte Belüftung oder durch Unsauberkeit der Geräte.

Das Wesentliche an diesem Testverfahren ist: 1. die richtige Auslese der Testkeimlinge mit 5 mm langen Wurzeln, 2. das Erkennen von Störungen der Versuchsbedingungen an Hand der Wasserkontrolle.

Es sind bisher viele Wuchsstofftteste bekannt geworden, z. B. die *Avena*-Koleoptilteste (mit Agarwürfeln oder Lanolinpasten), der Koleoptil-Zylindertest, der Erbsentest usw. Die Vorteile des neuen Testes sind: 1. es wird mit intakten Keimlingen gearbeitet, 2. die zu prüfenden Substanzen werden von den Organen, die für die Wasser- und Stoffaufnahme bestimmt sind, den Wurzelhaaren, aufgenommen, 3. es werden Längen gemessen, 4. es ist nur Temperaturkonstanz erforderlich, 5. das richtige physiologische Verhalten der Testkeimlinge kann am Wachstum der Wasserkontrolle erkannt werden. Bei den bisher üblichen Testen werden die Versuchsobjekte verletzt (dekapitiert, gespalten, zerschnitten); die Stoffaufnahme erfolgt durch Organe, die normalerweise gar nicht dazu eingerichtet sind, vor allem durch Wundflächen; die zu prüfenden Substanzen müssen in einigen Fällen aus Agar oder aus Lanolin in die Testorgane eindringen; meist müssen Krümmungen gemessen werden; außer Temperaturkonstanz ist auch konstante, hohe Luftfeuchtigkeit erforderlich; es fehlt ein sicheres Kennzeichen dafür, daß die Testpflanzen in dem richtigen physiologischen Zustand sind. Alle diese Nachteile sind bei dem neuen Kressewurzeltest nicht vorhanden.

III. Die Standardkurven und die Bestimmung des Wuchsstoffgehaltes.

Läßt man β-Indolylessigsäure (Heteroauxin) auf Kressewurzeln einwirken, dann kommt es innerhalb eines Konzentrationsbereiches von 10^{-4} bis 10^{-9} g/cm³ zu Wachstumshemmungen, von 10^{-9} bis 10^{-13} g/cm³ zu Wachsumsförderungen; erst von 10^{-13} g/cm³ ab wachsen die Wurzeln wieder wie diejenigen der Wasserkontrolle. In Abb. 1 ist die Heteroauxin-Standardkurve für Kressesamen der Ernte 1947 wiedergegeben. Wir entnehmen der Kurve, daß 1 Millionstel γ Heteroauxin in 1 cm³ Wasser gelöst, noch eine 10%ige Wachstumsförderung hervorruft. Jeder Kurvenpunkt ist der Mittelwert von 5 an verschiedenen Tagen durchgeführten Bestimmungen. Die dreifache mittlere Abweichung bei diesen ungleichzeitigen Bestimmungen beträgt nur $\pm$ 0,65 mm oder $\pm$ 4%. Die statistische Überprüfung des gesamten Zahlenmaterials ergab Homogenität (MOEWUS 1948c). Bei den bisher üblichen Wuchsstofftesten liegt der dreifache mittlere Fehler bei ungleichzeitigen Bestimmungen zwischen $\pm$ 30 und $\pm$ 100% (vgl. LINSER 1938).

In Pflanzen kommen nicht nur wachstumsfördende Stoffe wie Heteroauxin vor, sondern auch wachstumshemmende Stoffe. Hierzu gehören unter anderen die von KÖCKEMANN (1934) genauer beschriebenen Blastokoline. Das Blastokolin der Vogelbeeren *(Sorbus aucuparia)* ist die Parasorbinsäure (vgl. KUHN und JERCHEL 1943, MOEWUS 1948d, f). Auch Cumarin ist ein typischer wachstumshemmender Stoff. Wie Abb. 1 zu entnehmen ist, entfaltet Cumarin seine Wirkung innerhalb eines Konzentrationsbereiches von 10^{-3} bis 10^{-6} g/cm³. Cumarin hat nur eine wachstumshemmende, keine wachstumsfördernde Wirkung. Dadurch unterscheidet sich ein Hemmstoff von einem Wuchsstoff. Diese Blastokoline sind Wuchsstoffantagonisten. In einem Versuch hat Heteroauxin $0{,}5 \times 10^{-7}$ g/cm³ eine Hemmung von 75%, Cumarin $0{,}5 \times 10^{-5}$ g/cm³ eine Hemmung von 19% ergeben. Eine Lösung, die beide Verbindungen in der gleichen Konzentration enthält, hemmte die Kressewurzeln 90%. Im Hemmungsbereich des Heteroauxins addieren sich die Hemmungen des Wuchsstoffes und des Blastokolins. Im Förderungsbereich des Heteroauxins wird die durch den Wuchsstoff hervorgerufene Wachstumsförderung durch das Blastokolin antagonistisch gesenkt.

Heteroauxin $0{,}5 \times 10^{-10}$ g/cm³ hat eine 10%ige Förderung, Cumarin $0{,}5 \times 10^{-5}$ g/cm³ eine 20%ige Hemmung, das Gemisch beider Verbindungen eine 8%ige Wachstumshemmung (vgl. Moewus 1948d).

Will man nun den Wuchsstoffgehalt in einem Pflanzenextrakt bestimmen, dann muß berücksichtigt werden, daß in jeder Pflanze Wuchsstoffe und Hemmstoffe vorkommen. Wird ein Pflanzenextrakt mit Kressewurzeln getestet, dann wird man natürlich eine aus beiden Stoffen resultierende Wirkung feststellen. Nun lehrt der Vergleich der Standardkurven für Heteroauxin und für Cumarin, daß beide Verbindungen in ganz verschiedenen Konzentrationsbereichen wirken. So hat Cumarin bei 1:1000000 keine Wirkung mehr, demgegenüber hemmt Heteroauxin bei dieser Konzentration noch 86%. Die im Jahre 1947 durchgeführten Wuchsstoff- und Hemmstoffbestimmungen haben ergeben, daß der

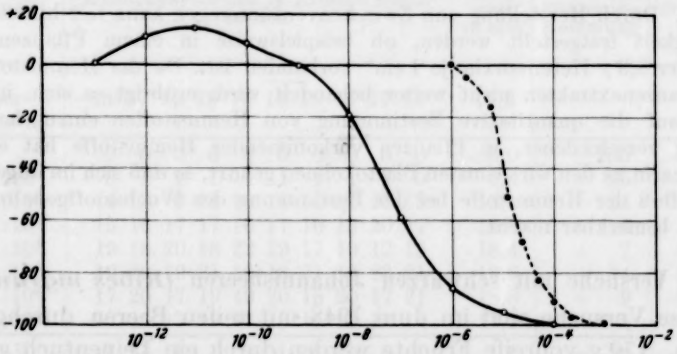


Abb. 1. Die Wirkungskurven von β-Indolylessigsäure (○——○) und Cumarin (•·····•). Angegeben sind die prozentualen Förderungen (+) und Hemmungen (—) gegenüber der Wasserkontrolle (0-Linie). Die Konzentrationen sind g/cm³.

Wuchsstoffgehalt eines Pflanzenextraktes zwischen 0,01—1,0 γ/cm³ schwanken kann. Nehmen wir einmal an, in einem Pflanzenextrakt wäre der Wuchsstoffgehalt 1 γ/cm³, der Hemmstoffgehalt (Cumarin) 1 mg/cm³, also 10^{-6} g/cm³ Heteroauxin und 10^{-3} g/cm³ Cumarin. Was ist dann zu erwarten? Wir lesen die Wirkungen an den Standardkurven ab (Abb. 1). Der unverdünnte Pflanzenextrakt muß eine 100%ige Hemmung des Wachstums bewirken, da Heteroauxin zu 86%, Cumarin zu 100% hemmt. Verdünnen wir jetzt den Pflanzenextrakt 1:10, dann sind die Konzentrationen für Heteroauxin 10^{-7} g/cm³ und für Cumarin 10^{-4} g/cm³. Heteroauxin würde zu einer 70%igen Hemmung, Cumarin zu einer 90%igen Hemmung führen, wir würden also wieder eine nahezu 100%ige Wachstumshemmung feststellen. Prüfen wir den 1:100 verdünnten Pflanzenextrakt, dann würde Heteroauxin 10^{-8} g/cm³ zu einer 40%igen Hemmung, Cumarin 10^{-5} g/cm³ zu einer 20%igen Hemmung führen und man würde eine Wachstumshemmung von etwa 60% erhalten. Im 1:1000 verdünnten Pflanzenextrakt hat das Cumarin keine Wirkung mehr, weil es bei 10^{-6} g/cm³ das Wachstum nicht mehr beeinflußt. Wir erhalten dann eine reine Heteroauxinwirkung, die sich bei 10^{-9} g/cm³ darin äußern würde, daß die Wurzeln wie die der Wasserkontrolle wachsen. Bei der nächsten Verdünnung würden wir eine Wachstumsförderung feststellen (+8% bei 10^{-10} g/cm³), bei 1:100000 und bei 1:1000000 auch (+15 bzw. +10%). Erst der 1:10 Millionen verdünnte Pflanzenextrakt hätte keine Wirkung mehr. Bis zur 1:100-Verdünnung des Extraktes finden wir demnach die additive Wirkung

des Wuchsstoffes und des Hemmstoffes, von der 1:1000-Verdünnung nur noch die Wirkung des Wuchsstoffes. Erhalten wir also bei einer bestimmten Verdünnung des Extraktes eine maximale Wachstumsförderung von 15% und ist die Förderung der vorhergehenden und der nachfolgenden Verdünnung etwa 8—10%, dann können wir sagen, daß der verdünnte Extrakt, der eine 15%ige Wachstumsförderung ergibt, ebenso wirkt wie eine Heteroauxinlösung, die 10^{-11} g/cm³ enthält. In unserem Beispiel ist es die 1:100000-Verdünnung. Dann muß in 1 cm³ des unverdünnten Extraktes $10^{-11}:10^{-5}$ g/cm³ Heteroauxin enthalten sein, also 10^{-6} g/cm³ oder 1 γ/cm³. Um also von einem Pflanzenextrakt den Wuchsstoffgehalt bestimmen zu können, muß man eine größere Zahl aufeinanderfolgende 1:10-Verdünnungen herstellen und deren Wirkung auf Kressewurzeln feststellen. Um den Förderungsbereich des Wuchsstoffes ganz zu erfassen, ist es mitunter erforderlich, den Pflanzenextrakt bis zu 1:100 Millionen zu verdünnen. Durch Herstellung von Zwischenverdünnungen kann mit hinreichender Genauigkeit festgestellt werden, ob beispielsweise in einem Pflanzenextrakt 0,1 γ oder 0,3 γ Heteroauxin je 1 cm³ vorhanden ist. Da der Hemmstoffgehalt von Pflanzenextrakten nicht weiter behandelt wird, erübrigt es sich, in dieser Arbeit auf die quantitative Bestimmung von Hemmstoffen einzugehen. Die Prüfung verschiedener, in Pflanzen vorkommender Hemmstoffe hat ergeben, daß Cumarin zu den wirksamsten Blastokolinen gehört, so daß sich im allgemeinen der Einfluß der Hemmstoffe bei der Bestimmung des Wuchsstoffgehaltes nicht störend bemerkbar macht.

IV. Versuche mit schwarzen Johannisbeeren (*Ribes nigrum*).

Diese Versuche sind im Juni 1948 mit reifen Beeren durchgeführt worden. 170 g vollreife Früchte werden durch ein Leinentuch gepreßt und 65 cm³ Saft erhalten. Der unverdünnte Saft erhält die Bezeichnung 1. Von diesem sind 7 Verdünnungen hergestellt worden (1:10 bis $1:10^7$). Die mit diesen 8 Lösungen erhaltenen Ergebnisse sind in Tabelle 1 unter I zusammengestellt.

Außerdem wird unverdünnter Saft mit 0,5% Pankreatin versetzt und 5 Std bei 37° im Dunkeln gehalten. Danach werden diese Lösungen aufgekocht und davon auch 7 Verdünnungen hergestellt (Tabelle 1 unter II).

Weiter wird 1 cm³ Johannisbeersaft mit 9 cm³ Erbsenextrakt versetzt. Erbsen der Sorte „Wunder von Kelvedon" werden bei 27° im Dunkeln auf Filtrierpapier zur Keimung gebracht. Die nach einigen Tagen 3—5 cm langen Sprosse werden abgeschnitten und bei —8° gefroren. Dann werden sie zerrieben. Dieser Extrakt wird mit 50 cm³ doppelt destilliertem Wasser versetzt und 24 Std bei +4° stehenlassen. Dieser verdünnte Extrakt ist die Ausgangslösung und erhält die Bezeichnung Erbsenextrakt. Nur dieser ergibt im Kressewurzeltest eine 37%ige Wachstumshemmung, während alle weiteren Verdünnungen (geprüft bis $1:10^9$) wirkungslos gewesen sind. Der Erbsenextrakt enthält also keinen Wuchsstoff; offenbar ist der anfangs vorhanden gewesene Wuchsstoff durch das von TANG und BONNER (1947) in

Tabelle 1. *Versuche mit Saft von schwarzen Johannisbeeren (Ribes nigrum), Ernte 1948.*

Angegeben sind die Zuwachswerte von je 10 Kressewurzeln, der Zuwachsmittelwert, die prozentuale Förderung (+) bzw. Hemmung (−) und die Werte der Heteroauxin-Standardkurve. Es bedeuten: I Johannisbeersaft, II mit 0,5% Pankreatin 5 Std bei 37° versetzter Johannisbeersaft, III mit Erbsenextrakt 5 Std bei 37° behandelter Johannisbeersaft (1 cm³ Johannisbeersaft + 9 cm³ Erbsenextrakt), IV Erbsenextrakt mit 10^{-4} g/cm³ Heteroauxin versetzt, 5 Std bei 37°. Die Verdünnungsangaben von I—III beziehen sich auf Johannisbeersaft, der unverdünnte Saft = 1, dann 1:10, $1:10^2$, $1:10^3$ usw. Bei IV bedeutet 1 den unverdünnten Erbsenextrakt.

Lösung	Zuwachswerte der 10 Kressewurzeln in mm										Mittelwert in mm	Prozentuale Förderung Hemmung (−)	Werte der Standardkurve
Wasserkontrolle	18	17	19	19	19	18	15	15	17	15	17,2	—	—
I 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	−100	− 86
1:10	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0,8	− 95	− 60
$1:10^2$	14	13	7	11	10	18	16	12	11	19	13,1	− 24	− 20
$1:10^3$	15	16	17	17	16	17	16	15	20	17	16,6	− 3	0
$1:10^4$	19	18	20	18	22	19	17	19	17	15	18,4	+ 7	+ 8
$1:10^5$	19	20	19	21	18	18	21	16	23	21	19,6	+ 14	+ 15
$1:10^6$	17	20	17	19	19	20	18	20	17	21	18,8	+ 9	+ 10
$1:10^7$	20	15	17	19	17	19	15	17	18	16	17,3	+ 1	0
II 1:10	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1,1	− 94	− 60
$1:10^2$	9	11	10	14	15	15	16	12	12	13	12,9	− 25	− 20
$1:10^3$	15	19	20	15	17	16	16	19	19	18	17,4	+ 1	0
$1:10^4$	19	20	18	18	20	21	17	17	18	20	18,8	+ 9	+ 8
$1:10^5$	16	19	18	20	20	19	22	22	20	23	19,9	+ 16	+ 15
$1:10^6$	15	19	22	19	19	20	22	17	19	19	19,1	+ 11	+ 10
$1:10^7$	15	17	18	15	16	19	20	19	15	18	17,2	0	0
III 1:10	5	5	8	5	7	6	8	6	4	4	5,8	− 66	− 60
$1:10^2$	16	15	16	16	16	21	19	19	19	15	17,2	0	− 20
$1:10^3$	16	18	16	16	15	16	18	22	15	19	17,1	− 1	0
$1:10^4$	16	15	16	16	16	19	19	19	19	18	17,3	+ 1	+ 8
IV 1	9	9	11	11	11	13	10	9	12	13	10,8	− 37	(−100)
1:10	20	15	16	18	19	17	17	18	17	17	17,4	+ 1	(− 96)
$1:10^2$	17	15	16	18	19	19	17	18	15	16	17,0	− 1	(− 86)

Erbsen nachgewiesene Heteroauxin inaktivierende Fermentsystem zerstört worden. Der mit dem Erbsenextrakt versetzte Johannisbeersaft bleibt 5 Std bei 37°, dann wird aufgekocht und Verdünnungen hergestellt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 unter III zu finden.

Um die Heteroauxin inaktivierende Wirkung des Erbsenextraktes nachzuweisen, wird diesem Heteroauxin 10^{-4} g/cm³ zugefügt, 5 Std bei 37° stehengelassen und dann verschiedene Verdünnungen hergestellt. Die Ergebnisse zeigt Tabelle 1 unter IV. In Tabelle 1 sind von jeder getesteten Lösung die Zuwachswerte der 10 Wurzeln angegeben.

Wir entnehmen der Tabelle 1 folgendes: Der Johannisbeersaft gibt 1:100000 verdünnt eine 15%ige Wachstumsförderung, die nach der Standardkurve einer Konzentration von 10^{-11} g/cm³ Heteroauxin entspricht. Die beiden folgenden Werte (+9% und +1%) stimmen mit der Standardkurve gut überein (+10% und 0%), ebenso auch die 3 vorhergehenden Werte (+7%, −3%, −24%). Damit ist der Förderungsbereich völlig erfaßt. 1 cm³ des unverdünnten Johannisbeersaftes entfaltet demnach die gleiche Wirkung wie 10^{-6} g Heteroauxin in 1 cm³ Wasser gelöst. Der Wuchsstoffgehalt des Johannisbeersaftes ist demnach 1 γ/cm³. Nur die ersten beiden Werte (1 und 1:10) weichen von der Standardkurve deutlich ab. Bei der 1:10-Verdünnung beträgt die Differenz 35%. Diese kommt durch die zusätzliche Wirkung des in Johannisbeeren vorhandenen Hemmstoffes zustande. Im Jahre 1947 sind 2 Sorten schwarzer Johannisbeeren untersucht worden (MOEWUS 1948e). Die Wuchsstoffbestimmungen ergaben seinerzeit 0,1 γ/cm³ und 0,3 γ/cm³. Abnorme Differenzen sind bei den Bestimmungen von 1947 und 1948 somit nicht gefunden worden.

Nach der Pankreatinbehandlung (II, Tabelle 1) ist der Wuchsstoffgehalt genau der gleiche geblieben (1 γ/cm³). Daraus kann geschlossen werden, daß entweder in reifen Johannisbeeren kein gebundener Wuchsstoff vorhanden ist oder daß der in diesen enthaltene gebundene Wuchsstoff derch Pankreatin nicht in Freiheit gesetzt werden kann. Nachdem sich aber gezeigt hat, daß in unreifen Beeren von *Ribes nigrum* gebundener Wuchsstoff durch Pankreatinbehandlung freigemacht werden kann, ist es sehr wahrscheinlich, daß in reifen Beeren kein gebundener Wuchsstoff anwesend ist. Die Versuche mit unreifen Beeren sind nur mit 10 Früchten ausgeführt worden, haben aber trotz der geringen Zahl zu der Feststellung gebundenen Wuchsstoffes im Saft geführt. Auf eine Veröffentlichung dieser Daten wird verzichtet, weil es sich nur um Vorversuche gehandelt hat.

Es soll jetzt erst der Versuch besprochen werden, bei dem Erbsenextrakt mit Heteroauxin versetzt worden ist (IV, Tabelle 1). Wir entnehmen den Daten, daß das Heteroauxin restlos zerstört worden ist. Die 37%ige Hemmung des unverdünnten Versuchsansatzes ist auf einen in Erbsensprossen vorhandenen Hemmstoff zurückzuführen.

Nachdem sich gezeigt hat, daß der Erbsenextrakt Heteroauxin irreversibel inaktiviert, ist Johannisbeersaft mit Erbsenextrakt behandelt worden. Der 1:10 verdünnte Saft hemmt nach der Behandlung nur noch zu 67%, die folgenden Verdünnungen nicht mehr. Die 67%ige Hemmung des Wachstums im 1:10 verdünnten Saft kommt durch die Wirkung von Hemmstoffen zustande. In dieser Lösung sind die Hemmstoffe des Erbsenextraktes und diejenigen des Johannisbeersaftes enthalten. Der erste ergibt nach IV eine 37%ige Hemmung, der andere

nach I und II eine 35%ige Hemmung, zusammen muß die Lösung also eine 72%ige Hemmung aufweisen. Der gefundene Wert, 67%, stimmt mit der Erwartung sehr gut überein. Damit ist gezeigt worden, daß der in Johannisbeersaft enthaltene Wuchsstoff durch den Erbsenextrakt vollkommen inaktiviert worden ist. Da nach TANG und BONNER (1947) das Heteroauxin inaktivierende Ferment aus Erbsen sehr spezifisch wirkt (Indolyl-buttersäure, Indolyl-propionsäure und Tryptophan werden u. a. nicht angegriffen!), haben wir in dem hier erhaltenen Ergebnis einen Hinweis dafür zu erblicken, daß der in Johannisbeeren vorkommende Wuchsstoff mit β-Indolylessigsäure identisch sein dürfte.

V. Versuche mit unreifen und reifen Kirschen.

Nachdem sich in Vorversuchen herausgestellt hat, daß unreife Johannisbeeren gebundenen, durch Pankreatin in Freiheit setzbaren Wuchsstoff enthalten, während in reifen Beeren nur freier Wuchsstoff vorhanden ist, sollten Früchte verschiedenen Reifegrades genauer untersucht werden. Daß hierzu gerade Kirschen ausgewählt worden sind, ist darauf zurückzuführen, daß mir von 2 Bäumen Früchte zur Verfügung standen, an denen zur gleichen Zeit vollreife und unreife (grüne) Früchte vorhanden waren. Es handelt sich vielleicht um Knospenmutationen. Der Vorteil eines solchen Materials liegt auf der Hand: 1. sind beide Fruchtsorten unter einheitlichen Bedingungen, am gleichen Baum, gewachsen, 2. können die Versuche mit Früchten verschiedenen Reifegrades am gleichen Tage ausgeführt werden, so daß auch durch Witterungsbedingungen entstandene Verschiedenheiten wegfallen. 3. können zur Kontrolle die am Versuchstage unreifen Früchte später noch einmal im reifen Zustand geprüft werden. Die beiden Sorten sind „Bittners frühe Knorpelkirsche" (aus Heidelberg) und ein Zuchtstamm (Klon BI 21) vom Rosenhof[1]. Da beide Versuchsreihen zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben, sollen nur die Versuche mit einer Sorte ausführlicher geschildert werden. Die Hemmstoffbestimmungen sollen hier wieder unberücksichtigt bleiben. Denn solange man überhaupt keinen Anhaltspunkt über die chemische Natur der Hemmstoffe in Kirschen hat, sind quantitative Bestimmungen nicht möglich. Aussichtsreicher wären in dieser Hinsicht Versuche mit Pflanzen, deren Hemmstoffe bekannt sind, z. B. Vogelbeeren (Parasorbinsäure).

Zunächst soll der Versuchsgang geschildert werden. Aus unreifen und reifen Früchten werden, nachdem sie entsteint worden sind, Säfte hergestellt, indem sie durch ein Leinentuch kräftig gepreßt werden.

[1] Herrn Prof. Dr. W. H. FUCHS, Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Zweigstelle Rosenhof, sowie Herrn Inspektor BRÖNNLE, Biologische Zentralanstalt Heidelberg, danke ich für den Hinweis und für die Überlassung des Materials.

Diese Lösungen erhalten die Bezeichnungen U (unreif) und R (reif). Diese unverdünnten Säfte werden dann verdünnt (bis $1:10^8$). Es wird der Gehalt an freiem Wuchsstoff festgestellt.

Dann werden U und R mit 0,5% Pankreatin versetzt und 24 Std bei 27° stehengelassen. Nachdem diese Lösungen aufgekocht worden sind, werden wieder verschiedene Verdünnungen hergestellt (bis $1:10^8$). Diese Lösungen werden mit UP und RP bezeichnet (P Pankreatin). Das Ziel dieser Versuche ist, die Menge von gebundenem Wuchsstoff nachzuweisen.

Nun wird dem U- und R-Saft Heteroauxin zugesetzt, und zwar je Kubikzentimeter Saft 1 mg β-Indolylessigsäure. Diese Lösungen bleiben 24 Std bei 27° stehen, dann werden Verdünnungen hergestellt (bis $1:10^{10}$). Die Bezeichnung dieser Lösungen ist UH und RH (H Heteroauxin). Der Vorteil dieser Überdosierung des Heteroauxins ist, daß die im U- und R-Saft vorhandene Wuchsstoffmenge bei der Bestimmung bedeutungslos ist. Durch diese Versuche soll festgestellt werden, ob der U- und der R-Saft die Fähigkeit haben, zugesetztes Heteroauxin zu inaktivieren.

Nachdem die mit Heteroauxin versetzten U- und R-Säfte 24 Std bei 27° gehalten worden sind, werden sie mit 0,5% Pankreatin versetzt und nochmals 24 Std bei 27° stehengelassen. Diese Lösungen werden mit UHP und RHP bezeichnet. Es soll dadurch festgestellt werden, ob das in den UH- und RH-Säften etwa inaktivierte Heteroauxin durch Pankreatin wieder in Freiheit gesetzt werden kann.

Um einen Hinweis dafür zu erhalten, daß der Wuchsstoff der Kirschen β-Indolylessigsäure ist, wird U- und R-Saft sowie UP- und RP-Saft (nach 24 Std bei 27°) mit dem im vorigen Kapitel erwähnten Erbsenextrakt versetzt und wieder 24 Std bei 27° gehalten. Diese Lösungen erhalten die Bezeichnungen UE, RE, UPE und REP (E = Erbsenextrakt). Diese Versuche sind nur mit der einen Kirschsorte durchgeführt worden.

Das sind die 5 wichtigsten Versuchsreihen. Außerdem sind noch einige Kontrollversuche ausgeführt worden, die in Tabelle 2 nicht mit angeführt werden, und zwar: 1. U- und R-Saft werden vor dem Pankreatinzusatz auf 100° erhitzt, 2. ebenso vor dem Heteroauxinzusatz. Auf einige andere besondere Bestimmungen wird bei der Besprechung der Ergebnisse eingegangen.

Wegen der Bedeutung, welche diese Versuche haben, sind in Tabelle 2 alle Einzelwerte angegeben. In Tabelle 3 sind die Ergebnisse übersichtlich dargestellt und auch die an „Bittners früher Knorpelkirsche" erhaltenen Ergebnisse besprochen. Der Versuchsgang mit dieser Sorte ist der gleiche gewesen, nur ist statt 1 mg/cm³ Heteroauxin den U- und R-Säften nur 10 γ/cm³ zugesetzt worden.

Tabelle 2. *Versuche mit unreifen und reifen Kirschen der Sorte Klon B I 21 (Rosenhof). Juni 1948.*

U = Saft von unreifen, R von reifen Früchten, UP und RP mit 0,5% Pankreatin versetzt, nach 24 Std bei 27°, UH und RH mit Heteroauxin (1 mg/cm³) versetzt nach 24 Std bei 27°, UHP und RHP mit 0,5% Pankreatin nach 24 Std bei 27°, UE, RE, UPE, RPE nach Zusatz von Erbsenextrakt nach 24 Std bei 27°. Angegeben sind die Zuwachswerte von 10 Kressewurzeln (in einigen Fällen nur 7, 8 oder 9 Wurzeln, weil die übrigen dem Filtrierpapier nicht auflagen), der Zuwachsmittelwert, die prozentualen Förderungen (+) oder Hemmungen (−) gegenüber der Wasserkontrolle, die Werte der Heteroauxin-Standardkurve.

Lösung	Zuwachswerte der 10 Kressewurzeln in mm										Mittelwert in mm	Prozentuale Förderung (+) Hemmung (−)	Werte der Standardkurve
Wasserkontrolle	17	19	16	16	19	18	17	15	18	16	17,1	—	—
U 1	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0,0	−100	−86
1:10	3	2	1	0	1	2	2	3	2	0	1,6	− 91	−60
$1:10^2$	15	11	15	12	13	14	11	15	9	14	12,9	− 25	−20
$1:10^3$	18	16	17	17	18	20	17	14	18	14	16,9	− 1	0
$1:10^4$	17	20	18	21	18	18	18	16	21	17	18,4	+ 8	+ 8
$1:10^5$	20	20	20	21	21	19	19	20	21	19	20,0	+ 17	+15
$1:10^6$	19	24	18	20	19	20	17	20	17	18	19,2	+ 12	+10
$1:10^7$	17	17	18	19	17	19	17	16	15	17	17,2	+ 1	0
R 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	−100	−96
1:10	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0,8	− 95	−86
$1:10^2$	8	5	5	5	6	7	7	5	5	5	5,8	− 66	−60
$1:10^3$	12	15	15	15	16	15	16	11	15	12	14,2	− 17	−20
$1:10^4$	16	19	17	19	19	16	15	19	18	15	17,3	+ 1	0
$1:10^5$	23	19	17	17	20	17	18	16	19	21	18,7	+ 9	+ 8
$1:10^6$	21	21	22	20	23	23	22	16	15	15	19,8	+ 16	+15
$1:10^7$	21	20	20	18	18	20	20	19	19	15	19,0	+ 11	+10
$1:10^8$	17	18	19	16	15	14	18	17	18	17	16,9	− 1	0
UP 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	−100	−96
1:10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	−100	−86
$1:10^2$	7	8	7	5	5	5	5	7	5	5	5,9	− 66	−60
$1:10^3$	15	16	11	16	13	12	15	14	15	15	14,2	− 17	−20
$1:10^4$	15	15	15	18	17	19	17	16	18	18	16,8	− 2	0
$1:10^5$	20	19	20	17	20	20	20	19	17	18	19,0	+ 11	+ 8
$1:10^6$	21	19	19	19	20	19	19	19	22	21	19,8	+ 16	+15
$1:10^7$	19	19	20	20	21	19	19	17	17	18	18,9	+ 10	+10
$1:10^8$	18	15	17	18	18	16	16	15	19	18	17,0	− 1	0
RP 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	−100	−96
1:10	0	1	0	0	1	1	0	—	—	—	0,4	− 98	−86
$1:10^2$	4	3	4	5	5	5	4	5	5	—	4,4	− 74	−60
$1:10^3$	15	15	16	16	13	13	13	13	15	17	14,6	− 15	−20
$1:10^4$	19	18	17	16	19	17	20	17	15	18	17,6	+ 3	0
1.10^5	19	19	18	19	19	18	19	20	18	19	18,8	+ 10	+ 8
$1:10^6$	19	18	19	20	18	20	21	22	—	—	19,6	+ 15	+15
$1:10^7$	21	17	19	17	19	18	18	19	18	18	18,4	+ 8	+10
$1:10^8$	15	17	18	16	16	16	19	19	18	17	17,0	− 1	0

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

Lösung	Zuwachswerte der 10 Kressewurzeln in mm										Mittelwert in mm	Prozentuale Förderung (+) Hemmung (−)	Werte der Standardkurve
UH 1:10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	−100	− 92
1:10²	3	4	2	5	4	4	3	2	5	4	3,6	− 79	− 80
1:10³	10	11	12	13	12	11	12	10	9	9	10,9	− 36	− 40
1:10⁴	14	16	17	15	15	16	15	18	17	18	15,1	− 12	− 8
1:10⁵	16	16	18	18	18	19	18	18	19	14	17,4	+ 2	+ 4
1:10⁶	17	18	18	19	20	21	20	20	19	19	19,3	+ 12	+ 10
1:3×10⁶	18	19	20	22	23	24	19	18	19	22	20,4	+ 19	+ 15
1:10⁷	19	18	21	18	18	19	21	16	18	18	18,6	+ 9	+ 12
1:10⁸	16	17	19	18	17	15	20	20	17	17	17,6	+ 3	+ 4
1:10⁹	15	17	17	14	18	19	16	16	17	20	16,9	− 1	0
RH 1:10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	−100	−100
1:10²	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0,4	− 98	− 96
1:10³	3	2	3	2	2	1	1	1	2	3	2,0	− 88	− 86
1:10⁴	7	7	7	5	6	5	5	5	6	7	6,0	− 65	− 60
1:10⁵	13	14	13	14	13	14	15	15	15	15	14,1	− 18	− 20
1:10⁶	15	14	19	19	19	14	19	15	18	16	16,8	− 1	0
1:10⁷	19	17	19	19	18	17	17	19	17	19	18,1	+ 6	+ 8
1:10⁸	20	21	19	19	19	17	20	21	20	16	19,2	+ 12	+ 15
1:10⁹	20	19	19	19	20	20	18	17	18	16	18,6	+ 9	+ 10
1:10¹⁰	17	18	19	14	15	16	19	20	20	14	17,2	+ 1	0
UHP 1:10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0,0	−100	−100
1:10²	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0,6	− 97	− 96
1:10³	3	2	2	3	3	1	1	1	2	1	1,9	− 89	− 86
1:10⁴	7	5	5	5	6	6	8	5	5	—	5,8	− 66	− 60
1:10⁵	11	11	13	12	14	13	15	10	13	15	12,7	− 26	− 20
1:10⁶	17	15	15	19	17	19	19	17	13	13	16,4	− 4	0
1:10⁷	15	15	21	21	19	19	17	19	19	—	18,3	+ 7	+ 8
1:10⁸	16	20	20	17	17	21	21	21	—	—	19,3	+ 13	+ 15
1:10⁹	21	20	19	18	15	15	18	20	18	—	18,2	+ 7	+ 10
1:10¹⁰	19	15	15	16	17	18	18	15	16	17	16,8	− 1	0
UE 1:10	6	7	5	6	7	8	4	5	6	7	6,1	− 64	
1:10²	17	18	19	15	14	13	12	18	17	18	16,1	− 6	
1:10³	18	17	16	15	17	18	19	18	19	16	17,3	+ 1	
1:10⁴	16	15	17	18	19	16	17	16	16	17	16,7	− 2	
RE 1:10	7	8	6	7	8	9	5	4	6	7	6,7	− 61	
1:10²	15	14	16	15	14	16	17	13	13	17	15,0	− 12	
1:10³	16	18	17	17	19	15	14	18	18	17	16,9	− 1	
1:10⁴	15	18	18	13	18	17	18	19	19	16	17,1	0	

Es sollen jetzt die Ergebnisse der Reihe nach behandelt werden:

1. Der Gehalt an freiem Wuchsstoff in U- und R-Säften.

Nach Tabelle 2, U, gibt die 1:10⁵-Verdünnung die größte Wachstumsförderung (+ 17%). Daraus errechnet sich als Wuchsstoffgehalt des U-Saftes 1 γ/cm³. Der R-Saft der gleichen Sorte hat einen 10fach

höheren Gehalt an freiem Wuchsstoff (Tabelle 2, R), und zwar 10 γ/cm³. Einen noch größeren Unterschied zwischen den U- nnd R-Säften finden wir bei der anderen Sorte; das Verhältnis ist bei dieser 1:33 (Tabelle 3). Da die U-Säfte viel gebundenen Wuchsstoff enthalten, ist es denkbar, daß bei der Saftherstellung bereits ein Teil des gebundenen Wuchsstoffes abgespalten wird, so daß in Wirklichkeit der Gehalt an freiem Wuchsstoff geringer ist. Aus diesem Grunde sind unreife und reife Früchte vor dem Entsteinen mit kochendem Wasser übergossen worden. Der U-Saft hat 2 γ/cm³, der R-Saft 10 γ/cm³ Wuchsstoff. Der Gehalt an freiem Wuchsstoff ist also im U-Saft aus überbrühten Früchten nicht geringer. Das Abbrühen hat den Zweck gehabt, ein in Kirschen eventuell vorhandenes Fermentsystem, das den Wuchsstoff vom Protein abspaltet, zu inaktivieren. Läßt man U- und R-Säfte 24 Std bei 27° stehen (Tabelle 3, Nr. 5 und 6), dann bleiben die Gehalte an freiem Wuchsstoff unverändert. Die beiden Kirschsorten unterscheiden sich außerdem deutlich in ihrem Gehalt an freiem Wuchsstoff: im U-Saft aus „Bittners früher Knorpelkirsche" ist nur $^1/_{30}$, im R-Saft $^1/_{10}$ der Wuchsstoffmenge der anderen Sorte vorhanden. Ähnliche Verschiedenheiten sind bereits früher festgestellt worden (Moewus 1948e), als 7 Sorten geprüft worden sind: der Gehalt an freiem Wuchsstoff war bei einer Sorte nur 0,03 γ/cm³, bei 3 Sorten 0,1 γ/cm³, bei zwei Sorten 0,3 γ/cm³ und bei einer Sorte 1 γ/cm³.

2. Der Gehalt an gebundenem Wuchsstoff in U- und R-Säften.

Um den Gehalt an gebundenem Wuchsstoff festzustellen, werden die Säfte mit 0,5% Pankreatin versetzt und nach 24 Std bei 27° getestet. Es zeigt sich, daß die UP-Säfte einen stark erhöhten Gehalt an Wuchsstoff aufweisen (Tabelle 3, Nr. 7), und zwar ist bei der einen Sorte der Gehalt von 1 auf 10 γ/cm³, bei der anderen Sorte von 0,03 auf 1 γ/cm³ angestiegen. Danach sind im U-Saft der einen Sorte 90% gebundener, 10% freier, im U-Saft der anderen Sorte 97% gebundener, 3% freier Wuchsstoff vorhanden. In den R-Säften hat sich nach der Pankreatinbehandlung der Wuchsstoffgehalt nicht geändert (Tabelle 3, Nr. 8). Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß in reifen Früchten nur noch freier Wuchsstoff vorkommt, in unreifen Früchten dagegen der größte Teil des Wuchsstoffes (90 und mehr Prozent) in gebundener Form vorliegt. Wird der mit Pankreatin versetzte Versuchssaft auf 100° erhitzt und dann 24 Std. bei 27° stehengelassen, dann erhöht sich der Wuchsstoffgehalt nicht (Tabelle 3, Nr. 9). Wird der U-Saft vor dem Pankreatinzusatz auf 100° erhitzt (Tabelle 3, Nr. 10), dann vermag das proteolytische Ferment den Wuchsstoff nicht mehr frei zu legen. Es ergibt sich außerdem die bemerkenswerte Tatsache, daß der Gesamtwuchsstoffgehalt, d. h. freier + gebundener Wuchsstoff, in unreifen

und reifen Früchten praktisch der gleiche ist. Da offenbar nur der gebundene Wuchsstoff eine Wachstumswirkung entfaltet, erscheint es verständlich, daß unreife, noch wachsende Früchte viel gebundenen Wuchsstoff enthalten, während reife Früchte, die nicht mehr wachsen, nur freien, wachstums-unwirksamen Wuchsstoff besitzen.

3. Die Heteroauxin-Inaktivierung von U- und R-Säften.

Versetzt man U-Saft mit Heteroauxin, dann zeigt sich, daß nach 24 Std bei 27° der größte Teil inaktiviert ist, d. h. nicht mehr nachweisbar ist (Tabelle 3, Nr. 11). Bei der einen Sorte werden etwa 98%, bei der anderen fast 100% des zugefügten Heteroauxins inaktiviert. In R-Säften bleibt das zugesetzte Heteroauxin unverändert erhalten (Tabelle 3, Nr. 12). Wird jedoch der U-Saft vor dem Heteroauxinzusatz auf 100° erhitzt, dann wird zugefügtes Heteroauxin nicht inaktiviert (Tabelle 3, Nr. 13). Dieses inaktivierte Heteroauxin läßt sich durch 0,5% Pankreatin wieder in Freiheit setzen, wie aus Tabelle 3, Nr. 14 hervorgeht. Der Wuchsstoffgehalt im RHP-Saft ist ebenso wie derjenige im RH-Saft. Das zugesetzte Heteroauxin im U-Saft wird offenbar an Protein gebunden und kann durch Pankreatin wieder abgespalten werden. Wird der UH-Saft auf 100° erhitzt und dann 0,5% Pankreatin zugegeben, dann bleibt das Heteroauxin inaktiviert, d. h. es läßt sich mit proteolytischen Fermenten nicht mehr abspalten (Tabelle 3, Nr. 16). Damit ergibt sich ein weiterer Unterschied zwischen unreifen und reifen Früchten: in unreifen Früchten kann freies Heteroauxin in den gebundenen Zustand übergeführt werden, in reifen Früchten nicht mehr. Unbegrenzte Mengen Heteroauxin können natürlich nicht inaktiviert werden. Denn versetzt man U-Saft mit 10 mg/cm³ Heteroauxin (Tabelle 3, Nr. 17), dann sind nach 24 Std bei 27° 1000 γ/cm³ freier Wuchsstoff nachweisbar, d. h. 90% des zugesetzten Wuchsstoffes sind inaktiviert worden. Wird dann 0,5% Pankreatin zugesetzt, dann sind nach 24 Std bei 27° wieder 10000 γ/cm³ bestimmbar (Tabelle 3, Nr. 18). Höhere Heteroauxinkonzentrationen konnten nicht geprüft werden, weil die Wasserlöslichkeit des Heteroauxins begrenzt ist.

4. Die irreversible Zerstörung des Wuchsstoffes.

Um mit einiger Sicherheit entscheiden zu können, daß der Wuchsstoff der Kirschen, der mit Hilfe des Kressewurzeltestes bestimmbar ist, β-Indolylessigsäure ist, sind die Säfte mit Erbsenextrakt behandelt worden. Nach 24 Std bei 27° sind die U- und R-Säfte, aber auch die UP- und RP-Säfte ohne freien Wuchsstoff, d. h. der Wuchsstoff ist zerstört worden, denn eine nachfolgende Pankreatinbehandlung ergibt auch 0 γ/cm³ als Wuchsstoffgehalt. Durch den Erbsenextrakt wird der Wuchsstoff irreversibel inaktiviert. Wir schließen daraus, daß in den

U- und R-Säften der durch den Kressewurzeltest nachweisbare freie Wuchsstoff mit Heteroauxin identisch ist. Aber auch der gebundene Wuchsstoff, der durch die Pankreatinbehandlung in Freiheit gesetzt wird (UP und RP), wird durch den Erbsenextrakt irreversibel zerstört, so daß folgt, daß auch der durch Pankreatin freigemachte Wuchsstoff Heteroauxin ist. Nachdem, wie von TANG und BONNER (1947) angegeben, sich herausgestellt hat, daß Indolylbuttersäure, Indolylpropionsäure und Tryptophan von dem Erbsenextrakt nicht angegriffen werden, haben wir in dem im Erbsenextrakt vorkommenden, Heteroauxin zerstörenden Ferment eine Nachweismöglichkeit für Heteroauxin. Ob in Kirschen außerdem noch Auxin a und b vorkommen, läßt sich nicht sagen. Sollte es der Fall sein, dann würde sich ergeben, daß Auxin im Kressewurzeltest unwirksam ist. Alle in dieser Arbeit geschilderten Ergebnisse führen

Tabelle 3. *Übersicht über die an unreifen und reifen Kirschen erhaltenen Ergebnisse.*

Nr.	Art der Lösung	a γ/cm³	b γ/cm³
1	U = Saft von unreifen Früchten	1,0	0,03
2	R = Saft von reifen Früchten	10,0	1,0
3	Saft von unreifen Früchten, vor der Saftherstellung mit kochendem Wasser überbrüht	2,0	—
4	Wie 3, aber von reifen Früchten	10,0	—
5	U-Saft, nach der Herstellung 24 Std bei 27°	1,0	—
6	R-Saft, nach der Herstellung 24 Std bei 27°	10,0	—
7	UP = U-Saft + 0,5% Pankreatin 24 Std bei 27°	10,0	1,0
8	RP = R-Saft + 0,5% Pankreatin 24 Std bei 27°	10,0	1,0
9	U-Saft + 0,5% Pankreatin auf 100° erhitzt, dann 24 Std bei 27°	0,5	—
10	U-Saft, auf 100° erhitzt, + 0,5% Pankreatin, dann 24 Std bei 27°	1,0	0,05
11	UH = U-Saft + Heteroauxin (bei a) 1000 γ/cm³, bei b 10 γ/cm³), dann 24 Std bei 27°	20,0	0,05
12	RH = R-Saft + Heteroauxin, dann 24 Std bei 27°	1000,0	10,0
13	U-Saft auf 100° erhitzt, dann Heteroauxinzusatz, 24 Std bei 27°	1000,0	—
14	UHP = U-Saft + Heteroauxin, 24 Std bei 27°, + 0,5% Pankreatin, 24 Std bei 27°	1000,0	10,0
15	RHP = R-Saft + Heteroauxin, 24 Std bei 27°, + 0,5% Pankreatin, 24 Std bei 27°	1000,0	10,0
16	UH-Saft, auf 100° erhitzt, dann 0,5% Pankreatin, 24 Std bei 27°	50,0	—
17	U-Saft + 10 mg/cm³ Heteroauxin, 24 Std bei 27°	1000,0	—
18	U-Saft + 10 mg/cm³ Heteroauxin, 24 Std bei 27°, dann + 0,5% Pankreatin, 24 Std bei 27°	10000,0	—
19	UE = 1 cm³ U-Saft + 9 cm³ Erbsenextrakt, 24 Std bei 27°	0,0	—
20	RE = wie 19, jedoch R-Saft	0,0	—
21	UPE = U-Saft + 0,5% Pankreatin, 24 Std bei 27°, davon 1 cm³ + 9 cm³ Erbsenextrakt, 24 Std bei 27°	0,0	—
22	RPE = wie 21, jedoch R-Saft	0,0	—

a = Sorte Klon B I 21, b = Bittners frühe Knorpelkirsche.

zu der Vermutung, daß in Johannisbeeren und Kirschen als Wuchsstoff nur β-Indolylessigsäure enthalten ist, und zwar je nach dem Reifegrad entweder in freier und gebundener Form oder nur in freiem Zustand.

VI. Besprechung der Ergebnisse.

Die Versuche mit Säften von schwarzen Johannisbeeren und Kirschen haben ergeben, daß man mit Hilfe des Kressewurzeltestes den Wuchsstoffgehalt bestimmen kann, und zwar wird der Gehalt an freiem Wuchsstoff festgestellt. Etwa vorhandener gebundener Wuchsstoff kann nach der Einwirkung von Pankreatin nachgewiesen werden. Durch Proteolyse wird der gebundene Wuchsstoff in Freiheit gesetzt. Sowohl der in den Säften frei vorkommende als auch der durch Pankreatin abgespaltene, gebundene Wuchsstoff wird durch Erbsenextrakt total inaktiviert. Die spezifische Wirkung dieses in Erbsen vorkommenden Fermentes, das Heteroauxin inaktiviert, zeigt, daß der mit dem Kressewurzeltest in Johannisbeeren und Kirschen nachgewiesene freie und gebundene Wuchsstoff Heteroauxin ist. Die Frage, ob außerdem auch Auxin vorhanden ist, kann nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Auf jeden Fall können wir nach der in dieser Arbeit angewandten Methode nähere Aussagen über den Heteroauxinhaushalt machen. Unreife Früchte enthalten wenig freien und viel gebundenen Wuchsstoff, reife Früchte nur freien und keinen gebundenen Wuchsstoff. Da offenbar nur der an Proteine gebundene Wuchsstoff wachstumswirksam ist (vgl. BONNER und WILDMAN 1947), würde sich als Verallgemeinerung ergeben, daß der größte Teil des Wuchsstoffes in wachsenden Organen in gebundener Form vorliegt, während in Ruheorganen freier Wuchsstoff vorhanden ist oder der nicht mehr gebundene Wuchsstoff anderweitig inaktiviert wird. Es wurde außerdem gefunden, daß Säfte aus unreifen Früchten zugesetztes Heteroauxin in den gebundenen Zustand überzuführen vermögen. Die Mengen Heteroauxin, die auf diese Weise gebunden werden können, sind also recht beträchtlich. Daraus würde folgen, daß noch viele Proteinmoleküle „frei" sind, d. h. Heteroauxin binden können. Außerdem ergibt sich aus dieser Feststellung, daß in der unreifen Frucht weniger Heteroauxin enthalten ist als gebunden werden kann. Nun haben reife Früchte nicht mehr die Fähigkeit, Heteroauxin zu binden. Das könnte dadurch erklärt werden, daß das spezifische Protein nicht mehr vorhanden ist oder daß irgendein Hemmstoff an die Stelle des Heteroauxins am Protein getreten ist. Für die letzte Annahme liegen einige positive Versuchsergebnisse vor. Bei den Wuchsstoffbestimmungen der Kirschsäfte findet man auch Hemmstoffwirkungen (z. B. Tabelle 2, U 1:10). Bei „Bittners früher Knorpelkirsche" ergab sich, daß in frischem Saft reifer Früchte etwa 15mal mehr Hemmstoff enthalten ist als in unreifen.

Nach der Pankreatinbehandlung ist nur in reifen Früchten mehr Hemmstoff nachweisbar. Daraus ergibt sich, daß ein Teil des Hemmstoffes, und zwar gerade in reifen Früchten, an Proteine gebunden ist. Da wir jedoch die chemische Natur des Kirschhemmstoffes nicht kennen, sollen ähnliche Versuche mit *Sorbus aucuparia* durchgeführt werden. Es würde sich folgendes Bild als Arbeitshypothese ergeben: Unreife, wachsende Früchte enthalten wenig freien, wachstums-inaktiven, dagegen viel gebundenen, wachstums-aktiven Wuchsstoff und Hemmstoff in geringer Menge. In reifen Früchten ist der Wuchsstoff nur in der freien, inaktiven Form vorhanden, der Hemmstoff zum Teil wenigstens an Protein gebunden. Um weitere Anhaltspunkte hierfür zu gewinnen, müssen Versuche mit Organen ausgeführt werden, bei denen die chemische Natur des Hemmstoffes bekannt ist.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. In der Einleitung wird ein Überblick über den heutigen Stand des Wuchsstoffproblems gegeben.

2. Es wird die Ausführung des Kressewurzeltestes beschrieben, die Standardkurven für Heteroauxin und Cumarin besprochen und die Methode angegeben, wie man den Wuchsstoffgehalt eines Pflanzenextraktes bestimmt.

3. Die Versuche an reifen Früchten von *Ribes nigrum* haben ergeben, daß nur freier Wuchsstoff vorhanden ist, da nach Pankreatineinwirkung kein größerer Wuchsstoffgehalt nachweisbar ist. Erbsenextrakt zerstört den Johannisbeerwuchsstoff.

4. Versuche an unreifen und reifen Kirschen, die zur gleichen Zeit an einem Baum geerntet worden sind, haben es erlaubt, genauere Vergleiche über den Heteroauxinhaushalt anzustellen. Unreife Früchte enthalten etwa 90% gebundenen, 10% freien Wuchsstoff, reife Früchte nur freien Wuchsstoff. Sowohl der freie als auch der gebundene, durch Pankreatin in Freiheit setzbare Wuchsstoff läßt sich durch Erbsenextrakt irreversibel zerstören, so daß geschlossen werden muß, daß der Wuchsstoff der Kirschen — soweit er durch den Kressewurzeltest nachweisbar ist — mit Heteroauxin (β-Indolylessigsäure) identisch ist. Nur unreife Früchte vermögen zugesetztes Heteroauxin in den gebundenen Zustand überzuführen, reife Früchte haben diese Fähigkeit nicht mehr.

5. Es ergibt sich demnach als Arbeitshypothese, daß in wachsenden Organen der Anteil an gebundenem, wachstumsaktivem Wuchsstoff groß ist, während in ruhenden Organen nur freier, wachstums-inaktiver Wuchsstoff vorhanden ist. Welche Rolle die Hemmstoffe spielen, muß noch geklärt werden.

Literatur.

Berger, J., and G. S. Avery: Isolation of an auxin precursor and an auxin (indole acetic acid) from maize. Amer. J. Bot. **31**, 199 (1944). — Bonner, J., and G. S. Wildman: Contributions to the study of auxin physiology. Sixth Growth Symposium, p. 51. 1947. — Dandliker, W.: The isolation of 3-indole acetic acid from immature corn. Thesis: Calif. Inst. of Technology. 1945. — Erxleben, H.: Über die Chemie und Physiologie der Auxine. Erg. Physiol. **37**, 186 (1935). — Guttenberg, H. v., u. E. Lehle-Joerges: Über das Vorkommen von Auxin und Heteroauxin in ruhenden und keimenden Samen. Planta (Berl.) **35**, 281 (1947). — Haagen-Smit, A. J., W. Leech and W. Bergren: Estimation, isolation, and identification of auxins in plant materials. Science (N. Y.) **93**, 624 (1941). — Köckemann, A.: Über eine keimungshemmende Substanz in fleischigen Früchten. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 523 (1934). — Kögl, F., H. Erxleben u. A. J. Haagen-Smith: Über die Isolierung der Auxine a und b aus pflanzlichen Materialien. Z. physiol. Chem. **225**. 215 (1934). — Kuhn, R., u. D. Jerchel: Über Hexen-(2)-olid-(4.1) und Hexen-(2)-olid-(5.1;) die Konstitution der Parasorbinsäure aus dem flüchtigen Öl der reifen Vogelbeeren. Ber. dtsch. chem. Ges. **76**, 413 (1943). — Linser, H.: Zur Methodik des Wuchsstoffbestimmung. Planta (Berl.) **28**, 227 (1938). — Moewus, F.: Gebundener und freier Wuchsstoff in der Kartoffelknolle. Naturforsch. **3**b, 135 (1948a). — Ein neuer quantitativer Test für pflanzliche Wuchsstoffe. Naturw. **1948**b. — Der Kressewurzel-Test, ein neuer quantitativer Wuchsstoff-Test. Biol. Zbl. **1948**c. — Die Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kressewurzel. Biol. Zbl. **1948**d. — Bestimmung des Wuchsstoff- und Hemmstoffgehaltes von Pflanzenextrakten. Züchter **1948** e. — Blastokoline. FIAT Review of German Science (1939—1946). Biochemistry **1948**f. — Skoog, F., and K. V. Thimann: Enzymatic liberation of auxin from plant tissues. Science (N. Y.) **92**, 64 (1940). — Tang, Y. W., and J. Bonner: The enzymatic inactivation of indole acetic acid. I. Some characteristics of the enzyme contained in pea seddlings. Arch. Biochemistry **13**, 11 (1947). — Thimann, K. V., and F. Skoog: The extraction of auxin from plant tissues. Amer. J. Bot. **27**, 951 (1940). — Thimann, K. V., F. Skoog and A. C. Byer: The extraction of auxin from plant tissues. II. Amer. J. Bot. **29**, 598 (1942). — Went, F.: Wuchsstoff und Wachstum. Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 1 (1928). — Wieland, Th., E. Fischer u. F. Moewus: Darstellung des Natrium-skatylsulfonats, eines Antagonisten von Heteroauxin beim Wurzelwachstum. Ann. Chemie **1948**. — Wildman, G. S., and J. Bonner: The proteins of green leaves. I. Isolation, enzymatic properties and auxin content of spinach cytoplasmic proteins. Arch. Biochemistry **14**, 381 (1947). — Wildman, G. S., and S. Gordon: The release of auxin from isolated leaf proteins of spinach by enzymes. Proc. nat. Acad. Sci. (Am.) **28**, 217 (1942).

Dr. F. Moewus, Heidelberg,
Kaiser-Wilhelm-Institut für Medizin.

Planta, Bd. 37, S. 431—436 (1949).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.

ÜBER QUELLBARE ZELLSAFTKOLLOIDE IN IRISBLÄTTERN.

Von

ERWIN BÜNNING.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. Februar 1949.)

Es ist bekannt, daß im Zellsaft vieler Pflanzen Kolloide, vor allem offenbar aus Lecithin, vorkommen, die vielerlei Formänderungen zeigen, sowie zu Entmischungen, Tropfenbildungen usw. führen können. Es sei einerseits an die Beobachtungen über Tropfenbildung in der Vakuole unter physikalischen und chemischen Einflüssen (z. B. BEYER 1929, WEBER 1930) erinnert, andererseits an das Vorhandensein verschiedenartiger Gebilde, wie sie unter anderem SCHARINGER im Zellsaft von *Ranunculaceen*-Blüten fand. SCHARINGER beschreibt Gebilde verschiedener Größe und Form, die Doppelbrechung zeigen und anscheinend lipoider Natur sind. Auch die oft beobachteten Myelinfiguren im Zellsaft (vgl. z. B. KÜSTER 1940) müssen hier erwähnt werden. Die namentlich von KÜSTER untersuchte Erscheinung der Vakuolenkontraktion steht offenbar, wie auch Untersuchungen mehrerer anderer Autoren erkennen lassen, mit Entmischungsvorgängen in Zellsaftkolloiden im Zusammenhang. Ich möchte hierzu einige Beobachtungen an *Iris* mitteilen. An der Basis der Blätter, etwa in der Region des Austritts aus dem Erdboden, finden sich in der Epidermis beider Seiten im Zellsaft Kugeln, die entweder farblos sind oder Anthocyan enthalten. Die Blätter mehrerer *Iris*-Arten unseres Botanischen Gartens verhielten sich hierin (im Winter) gleich. Für die genauere Untersuchung diente *I. pallida*[1]. Man kann die Kugeln (Abb. 1) wohl mit den von WEBER (1936) beschriebenen Anthocyanophoren vergleichen (s. auch KÜSTER 1939). Der Zellsaft außerhalb der Kugeln kann ebenfalls Anthocyan enthalten, er ist aber in jedem Fall viel schwächer gefärbt als die Kugeln. Wenn die Zellen etwas älter geworden sind, trifft man meist kein Anthocyan mehr an. In einzelnen Blättern sind die Kugeln auch von vornherein anthocyanfrei.

Meist findet sich in jeder Zelle nur eine Kugel, seltener zwei bis drei. Die Kugeln sind mehr oder weniger, oft auch ganz extrem und ausnahmslos, zum basalen Pol der Zelle verlagert (Abb. 3); im Zellsaft sind sie frei beweglich, wie sich durch Druck auf das Deckglas leicht feststellen läßt.

[1] Frl. RUTH KAUTT hat dieses Material in ihrem eigenen Garten als besonders geeignet ausfindig gemacht und dadurch die Untersuchung ermöglicht.

Um die physikalischen Eigenschaften der genannten Gebilde näher zu ermitteln, wurden abgezogene Epidermisstreifen (die immer auch noch die nächst angrenzende Gewebeschicht umfaßten) zunächst einmal in hypertonische Lösungen von Rohrzucker oder KNO_3 übertragen. Das Ergebnis war in beiden Fällen gleich: überraschenderweise vergrößern sich die Kugeln erheblich. Zugleich treten zahlreiche neue

Abb. 1. Epidermiszellen des *Iris*-Blattes mit Anthocyan enthaltenden Kugeln im Zellsaft.

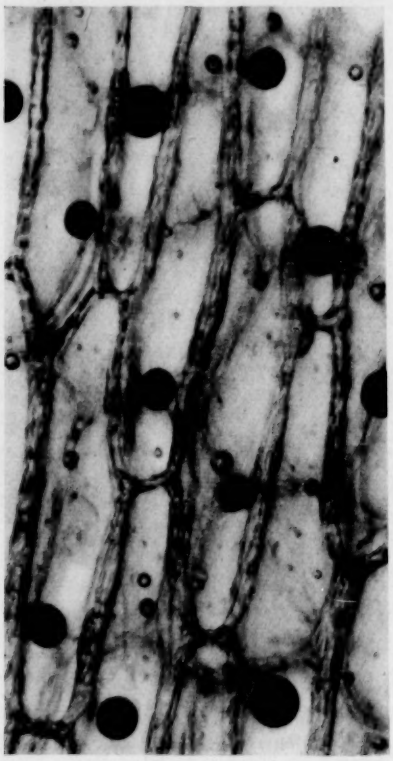


Abb. 2. Wie Abb. 1, jedoch den Beginn der (noch sehr schwachen) Schwellung der Kugeln und die Bildung neuer Tropfen zeigend.

Kugeln im Zellsaft auf (Abb. 2 und 6), die zunächst klein und ungefärbt sind, also deutlich heller erscheinen als der übrige Zellsaft, sofern dieser Anthocyan enthält. Die neuen Kugeln wachsen aber bei weiterer Einwirkung der hypertonischen Lösung schnell und speichern schließlich immer mehr Anthocyan (Abb. 7). Die neu aufgetretenen kleinen Kugeln können miteinander zu wenigen großen verschmelzen (Abb. 8); auch ein Verschmelzen mit der ursprünglichen Kugel kann beobachtet werden.

Weiterhin wurde geprüft, ob es noch andere Möglichkeiten gibt, dieses Schwellen der ersten und die Neubildung der späteren Kugeln

hervorzurufen. Als ebenso wirksam erwies sich das Austrocknenlassen der Epidermisstreifen. Auch die Behandlung mit verdünnter Essigsäure oder mit Neutralrotlösung führte zum Ziel. Diese Befunde bieten nichts Besonderes, denn es ist bekannt, daß die oft beschriebene Tropfenbildung (z. B. in den Schließzellen der Spaltöffnungen mancher Pflanzen) auch sonst durch solche Einflüsse hervorgerufen werden kann (vgl. etwa die Angaben Beyers). So wird durch diese ersten Beobachtungen eigentlich nur unterstrichen, daß wir es offensichtlich mit der auch von anderen Autoren festgestellten Erscheinung zu tun haben.

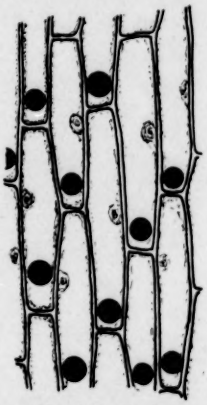


Abb. 3. Verlagerung der Kugeln zum Basalpol der Zellen.

Unser Material gestattet aber einen kleinen weiteren Einblick in die Ursachen der Bildung und des Wachstums dieser Tropfen. Man könnte grundsätzlich an zwei Möglichkeiten denken: Entweder es erhöht sich plötzlich die Quellbarkeit (oder der osmotische Druck) der Kolloide (bzw. des von ihnen umschlossenen Wassers) des Tropfens, oder aber es tritt eine ebenso plötzliche Veränderung dieser Größen im entgegengesetzten Sinne im umgebenden Zellsaft ein. Der Deplasmolyseversuch zeigt, daß die erste dieser beiden Möglichkeiten verwirklicht ist. Übertragen wir die plasmolysierten Zellen, in denen also riesige Kugeln entstanden sind, wieder in Wasser, so werden die Kugeln wieder kleiner. Das könnte man auch nach der zweitgenannten Möglichkeit erklären, wenn man annimmt, daß (aus freilich unerklärlichen Gründen) der osmotische Druck in dem die Kugeln umgebenden Zellsaft bei der Plasmolyse kleiner und bei der Deplasmolyse wieder größer wird, der Kugel also jetzt wieder Wasser entzogen werden kann. Aber es tritt bei der Deplasmolyse noch eine andere interessante Erscheinung auf: In den sich verkleinernden Kugeln zeigen sich kleine farblose Tropfen (Abb. 9), die immer mehr anwachsen und bald (innerhalb weniger Minuten) zu einer großen Kugel verschmelzen (Abb. 10). Es ist also ganz offensichtlich, daß die Kugeln bei der Deplasmolyse plötzlich wieder die während der Plasmolyse gestiegene Wasserbindungsfähigkeit verlieren und sie das jetzt überschüssig gewordene Wasser zum Teil an die umgebende Vakuolenflüssigkeit, zum Teil aber auch in ihrem Innern selber ausscheiden. Die so im Innern der alten und der bei der Plasmolyse neu entstandenen Kugeln aufgetretenen Tropfen werden, wenn sie sehr groß geworden sind, schließlich nach außen,

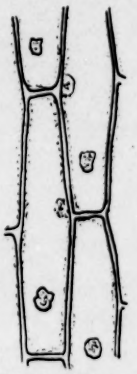


Abb. 4. Gelkörperchen an Stelle der Kugeln in älteren Zellen.

also in die Vakuole hinein entleert und die Kugeln haben dann wieder die alte Größe erreicht (Abb. 11). Der gleiche Vorgang vollzieht sich also auch in den bei der Plasmolyse neu aufgetretenen Kugeln; diese verschwinden zudem bei der Deplasmolyse wieder, es bleiben nur kleine Körnchen von ihnen übrig, deren Größe an der Grenze des Auflösungsvermögens des Mikroskops liegt und die lebhafte BROWNsche Molekularbewegung zeigen (Abb. 11). Schon vor der Erreichung dieses Körnchenstadiums geht die Kugelform allmählich verloren und es zeigt sich eine unregelmäßige Oberfläche. Interessant ist noch, daß bei dem durch Deplasmolyse bedingten Schrumpfen und Verschwinden der Sekundärkugeln auch die Fähigkeit zur Anthocyanspeicherung wieder verlorengeht: die Kugeln bleichen aus, noch bevor sie ganz zurückgebildet sind.

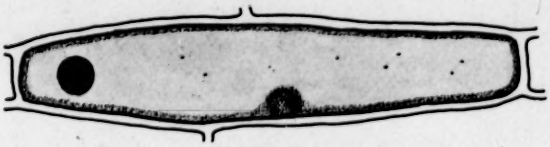


Abb. 5.

Abb. 6.

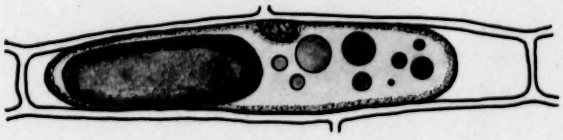


Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 5—8. Plasmolyse in gesättigter KNO_3-Lösung.

Die genannten Vorgänge lassen sich an ein und derselben Zelle durch wiederholte Plasmolyse und Deplasmolyse wiederholt erzielen.

Die Kugeln haben eine kolloidale Grundsubstanz. In etwas älteren Zellen geht ihre Quellbarkeit so weit zurück, daß die Kugelform verlorengeht und Körper mit unregelmäßiger Oberfläche übrigbleiben (Abb. 4), die aber beim Wasserentzug (bzw. beim Zusatz von Säuren oder Neutralrot) ebenso wie die Kugeln in den jugendlicheren Zellen plötzlich eine verstärkte Quellbarkeit zeigen und sich unter starker Wasseraufnahme wieder abrunden.

In konzentrierter Essigsäure sowie in Ammoniak lösen sich diese Kolloide bis auf einen winzigen Rest. Auch in Alkohol und Äther ist diese Grundsubstanz löslich. Die völlige Übereinstimmung im Verhalten dieser kolloidalen Grundsubstanz mit den von anderen Autoren bei anderen Objekten gefundenen Eigenschaften ähnlicher Gebilde läßt kaum einen Zweifel darüber, daß es sich immer um eine Grundsubstanz handelt, die im wesentlichen aus Lecithin besteht.

Sofern diese quellbaren Körper wenig Wasser enthalten (also im Zustand ihrer Entquellung vor der Plasmolyse bzw. nach der Deplasmolyse), erkennt man eine Doppelbrechung, wobei sich (ebenso wie SCHARINGER es fand) das Bild von Sphärokristallen zeigt (schwarze Kreuze).

Wir können uns von den Vorgängen etwa folgendes Bild machen: Im Zellsaft finden sich kleine Lecithinkörperchen; diese bestehen offenbar aus mehreren Lecithinhüllen, die mit ihren hydrophilen Seiten gegeneinander gekehrt sind und nach dem Prinzip der wachsenden Myelinfiguren (vgl. FREY-WYSSLING) stark aufquellen können. *Diese* Tropfenbildung darf also nicht als eine Entquellung oder Synaerese aufgefaßt werden. Worauf die starke Quellbarkeitszunahme bei der Behandlung mit Neutralrot, mit Säure oder (ganz besonders) mit hypertonischen Lösungen bzw. bei anders erreichtem Wasserentzug beruht, läßt sich nicht entscheiden.

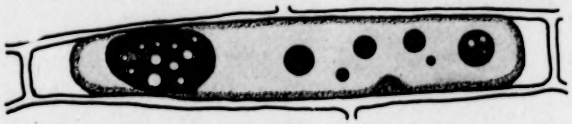


Abb. 9.

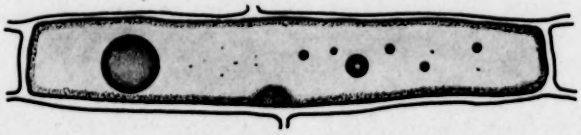


Abb. 10.

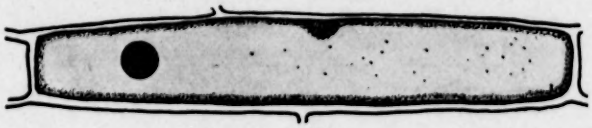


Abb. 11.

Abb. 9—11. Deplasmolyse.

Natürlich muß man als primäre Ursache eine Ladungsänderung der Kolloide annehmen. Diese Ladungsänderung könnte beim Wasserentzug etwa durch die Erhöhung von Ionenkonzentrationen in der umgebenden Vakuolenflüssigkeit bedingt werden. Jedenfalls beruht die Aufquellung der Körnchen (bzw. der schon vorher vorhandenen kleinen Kugeln) nicht auf einer veränderten Wasserbindungskraft der außerhalb dieser Bildungen liegenden Vakuolenanteile, sondern eindeutig auf einer Erhöhung der Wasserbindungsfähigkeit in jenen Gebilden selber, denn die entgegengesetzten Einflüsse (Wasserzufuhr zu den Zellen) führen nicht nur dadurch zur Umkehr des Vorgangs, daß wieder Wasser an die umgebende Vakuolenflüssigkeit abgegeben wird, sondern auch dadurch, daß das Wasser, das nicht mehr gebunden werden kann, in Form kleiner Tropfen (jetzt vergleichbar einer Synaerese) nach innen zu abgeschieden wird. Daß der geänderten Quellbarkeit Ladungsänderungen zugrunde liegen, wird auch schön durch das geänderte Verhalten gegenüber dem Anthocyan demonstriert: Während der Aufquellung ist auch die Fähigkeit zur Anthocyanbindung

erhöht, während der Schrumpfung wird das Anthocyan wieder freigesetzt. (Es ist bekannt, daß Anthocyan im Zellsaft in adsorptiver Bindung vorliegen kann.)

Der Vorgang des Aufquellens beim Wasserentzug kann oft so weit gehen, daß der übrige Vakuolenraum fast ganz verschwindet. Damit ist dann praktisch eine neuartige Vakuole entstanden: Während zunächst eine Vakuole besteht, die im wesentlichen eine echte Lösung darstellt, führt der Wasserentzug aus der Zelle im Extremfall zur Bildung einer Vakuole, die ein sehr wasserreiches Sol darstellt. Durch Wasserzufuhr kann diese Solvakuole dann aber wieder auf dem Wege eines synaeretischen Vorgangs zur Wasserausstoßung gezwungen werden, so daß erneut die Vakuole des ersten Typs entsteht.

Wir sehen, daß es zwei verschiedene Arten von „Tropfenbildung" im Zellsaft gibt: einmal durch Aufquellung von Gelkörnchen, die in einer Vakuole mit Inhalt vom Charakter einer echten Lösung suspendiert sind, ferner aber durch Synaerese in einer Vakuole, deren Inhalt zur Hauptsache ein Sol ist.

Die starke Steigerung der Quellbarkeit beim Wasserentzug bedeutet natürlich eine plötzliche Erhöhung der Inhaltssaugkraft; zu den osmotischen Kräften kommen die Quellungskräfte hinzu. Anders gesagt: der Anteil der Vakuole, der eine echte Lösung darstellt, verringert plötzlich sein Volumen, so daß sich seine osmotische Konzentration erheblich erhöht. So mag der ganzen Erscheinung, die sicher im Pflanzenreich verbreitet ist, eine erhebliche osmoregulatorische Bedeutung zukommen.

Zusammenfassung.

Im Zellsaft der Blattepidermis von *Iris* finden sich in bestimmten Entwicklungsstadien Gebilde (wahrscheinlich Lecithinkörperchen), die vor experimentellen Eingriffen entweder im Gelzustand vorliegen oder durch schwache Aufquellung Kugelgestalt angenommen haben. Durch Wasserentzug und andere Einwirkungen wird eine plötzliche Ladungsänderung dieser Körperchen bedingt, die zu starker Quellung und verstärkter Adsorption von Anthocyan führt. Bei Wasserzufuhr wird dieses zusätzlich gebundene Wasser und Anthocyan wieder abgestoßen. Es wird vermutet, daß diese Gebilde eine osmoregulatorische Funktion ausüben.

Literatur.

Beyer, A. F.: Bot. Arch. **26**, 224 (1929). — Frey-Wyssling, A.: Submikroskopic Morphology of Protoplasm and its derivatives, 2nd ed. New York 1948. — Küster, E.: Cytologia (Jap.) **10**, 44 (1939). — Z. Mikrosk. **57**, 311 (1940). — Scharinger, W.: Protoplasma (D.) **25**, 404 (1936). — Weber, F.: Protoplasma (D.) **9**, 128 (1930); **26**, 100 (1936).

Prof. Dr. E. Bünning, (14b) Tübingen, Wilhelmstr. 5.

Planta, Bd. 37, S. 437—450 (1949).

WEITERE UNTERSUCHUNGEN ÜBER PERIODISCHE GUTTATION.

Von

HORST ENGEL und MAX HEIMANN.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. März 1949.)

Einleitung.

Untersucht man unter nicht konstanten Bedingungen den Gang der Guttation von Haferkeimlingen, so wird man die Feststellung machen, daß dieser periodischen Schwankungen unterworfen ist (ENGEL 1943). Die Guttationskurve nimmt einen mehr oder weniger welligen Verlauf, wobei eine „Welle" meistens nur wenige Stunden dauert. Welche Gründe hierfür maßgebend sind, ist bisher nicht bekannt.

Im Botanischen Institut der Technischen Hochschule Danzig wurde das Problem noch einmal, im Winter 1943/44, in Angriff genommen, ohne daß aber die Untersuchungen beendet werden konnten. Es konnte aber wenigstens der Beweis erbracht werden, daß die periodischen Schwankungen der Guttation mit Wachstumsvorgängen in den Keimlingen in Zusammenhang stehen müssen.

Wir entschlossen uns damals, außer der Guttation auch die Wasseraufnahme der Pflanzen, und zwar mikropotometrisch bestimmt, in den Kreis der Untersuchungen einzubeziehen. Da im dampfgesättigten Raum bedeutend mehr Wasser von den rasch wachsenden Pflanzen aufgenommen als durch Guttation ausgeschieden wird, läßt sich aus der Differenz die Wassermenge bestimmen, die in der Pflanze bleibt. Dieses Wasser wird in der Hauptsache beim Streckungswachstum zur Einlagerung in Zellen und Geweben verbraucht. Seine Menge liefert somit ein Maß für das Wachstum, und seine Veränderungen spiegeln in feiner Weise den Verlauf des Wachstums wider. CHOLODNY (1929) ist der Ansicht, daß die mikropotometrische Methode „als eine den besten gegenwärtigen Methoden zur Wachstumsmessung (Auxanometer usw.) nahestehende betrachtet werden kann". Trotz der berechtigten Einwände, die BÜNNING (1939) gegen diese Methode erhebt, haben wir sie benutzt, da uns kein anderes Verfahren zur Verfügung stand, welches es gestattete, mit relativ einfachen Mitteln Wasseraufnahme, Guttation und Wachstum *gleichzeitig* an ein und dem gleichen Pflanzenexemplar zu messen.

Methode.

Das von uns benutzte Mikropotometer (Abb. 1) bestand aus einem zylindrischen Glasgefäß *g* von 3,5 cm Breite und 8 cm Höhe, das über den Ansatz *s* mit der Meßkapillare *m* in Verbindung stand. Durch das mit Hahn versehene Zuleitungsrohr *z* konnte das Wasser bzw. die Nährlösung in *g* erneuert und der Meniskus in *m* verschoben werden.

Das Potometer wurde fast stets mit SHIVEscher Dreisalzlösung luftblasenfrei gefüllt. Zum luftdichten Abschluß bei *p* diente ein Gemisch von Lanolin-Paraffin-Vaseline. Das Potometer war an einem Brett *i* montiert, in welchem passende

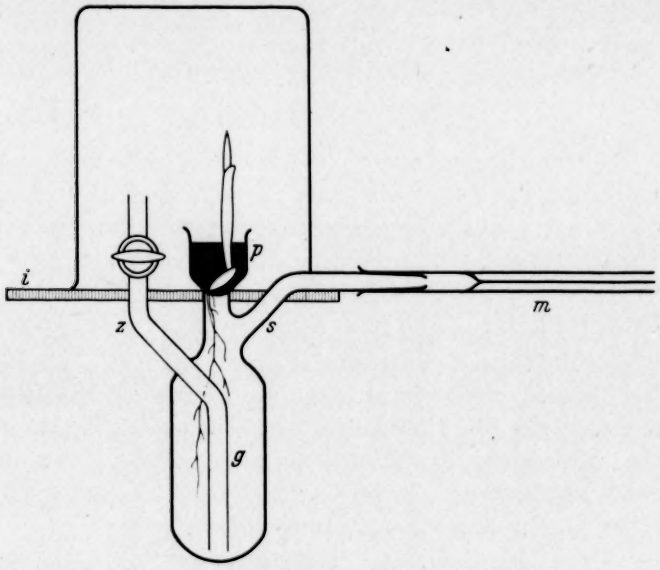


Abb. 1. Potometer zur Bestimmung der Wasseraufnahme.

Einschnitte für Potometerhals und -ansatz vorhanden waren. Als feuchte Kammer diente ein mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidetes Becherglas geeigneter Größe. Das Potometer tauchte bis zum Brett in ein Wasserbad, dessen Temperatur durch einen HÖPPLER-Thermostaten auf die gewünschte Höhe gebracht und einreguliert wurde. Leider war die Beleuchtung nicht konstant. An hellen Tagen diente das durch das Fenster (Nordwestseite) einfallende Tageslicht als Lichtquelle, an dunklen Tagen und bei Nacht eine elektrische 60 Wattbirne, die in einer Entfernung von etwa 50 cm von der Pflanze angebracht war. Außerdem war bei Nacht die Deckenbeleuchtung in Betrieb, eine 100 Wattlampe, die etwa 1,75 m von der Pflanze entfernt war.

Das Guttationswasser wurde durch Aufsaugen mittels einer fein ausgezogenen und geeichten Kapillare bestimmt. Diese Methode gestattete bei einiger Übung die quantitative Ermittelung sehr geringer Wassermengen. Je nach dem Querschnitt der beiden Kapillaren konnte die Empfindlichkeit des Verfahrens den Erfordernissen des Versuchs angepaßt werden.

Versuchspflanzen waren Roggen (Petkuser Winterroggen), Hafer und Mais (*Jenetakus Astra*-Mais). Die Sortenzugehörigkeit des Hafers ist nicht mehr bekannt. Von den Versuchen seien nur einige wenige wiedergegeben, die die Zusammenhänge zwischen Guttation und Wachstum besonders klar erkennen ließen.

Zur Kontrolle und eventuellen Berücksichtigung der durch unvorhergesehene Temperaturschwankungen des Thermostaten hervorgerufenen Bewegungen des Meniskus in der Kapillare *m* diente ein zweites, aber ohne Keimling bleibendes Potometer.

Ergebnisse.

Versuch 6. Die Keimlinge standen während des Versuchs nicht im Potometer, sondern in Töpfen mit Sand. Der Wassergehalt desselben wurde auf 80% seiner Wasserkapazität gehalten. Es sollte zunächst festgestellt werden, welche Verschiedenheiten die einzelnen Pflanzen hinsichtlich ihrer Guttation aufzuweisen haben. Wie die Abb. 2 und 3 zeigen, waren Ausmaß und Verlauf der Guttation bei jeder der 5 Pflanzen fast zu allen Zeitpunkten verschieden. Die Unterschiede betrugen oft über 100% und mehr, und nicht selten guttierten einzelne Pflanzen überhaupt nicht, ohne daß ein Grund dafür zu erkennen war. Diese betonte Individualität der Pflanzen erschwerte unsere Untersuchungen sehr. Häufig genug kam es vor, daß die zeitraubenden Vorbereitungen für einen Versuch umsonst waren, da der Keimling nicht oder schlecht guttierte, was vor dem Versuch natürlich nicht festzustellen war.

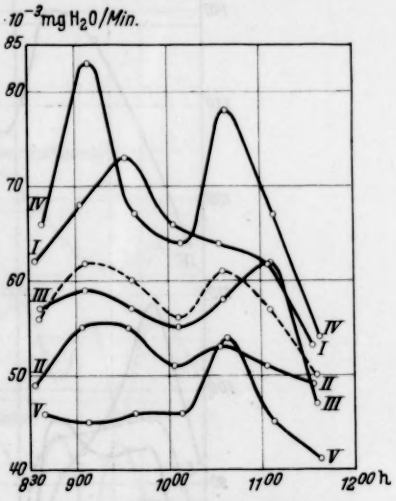


Abb. 2. Guttation von Maiskeimlingen. Datum 7. 12. 43; Zeit 8^{30} bis 11^{45} Uhr; Alter der Keimlinge etwa 14 Tage. Gestrichelt = Durchschnittskurve.

In einem Punkt herrschte allerdings ziemliche Übereinstimmung: Die Guttationsintensität schwankte sehr und vor allem, die Zeitpunkte der Maxima und Minima waren für alle 5 Pflanzen ziemlich die gleichen. Die beiden Gipfel z. B., welche die gestrichelt gezeichnete Durchschnittskurve kurz nach 9 und kurz vor 11 Uhr aufzuweisen hatte, waren keine Zufallsergebnisse, da nämlich alle Pflanzen (Ausnahme nur Nr. V um 9 Uhr) zu diesen Zeitpunkten deutlich Guttationsstöße erkennen ließen. Das tiefe Minimum z. B. kurz nach 2 Uhr war allen Pflanzen gemeinsam. Es erscheint daher auch in der Durchschnittskurve, einerlei, wie verschieden sonst die Guttationstätigkeit der Einzelpflanze um diese Zeit auch war.

Weitere Versuche, die hier nicht wiedergegeben seien, bestätigten dieses Ergebnis, durch welches eines sichergestellt ist: Der die Zeitpunkte der Guttationsstöße bestimmende Faktor wird für alle Pflanzen durchweg im gleichen Augenblick wirksam, wobei Abweichungen von $\pm$ $^1/_2$ Stunde möglich sind. Das kann unseres Erachtens nur ein Außenfaktor sein: denn bei einem autonomen Rhythmus wäre kein statistisch

übereinstimmendes, der Zeit nach fixiertes Auf und Ab der Guttation vorstellbar.

Diese Feststellung ist insofern wertvoll, als die von ENGEL (1943) erhaltenen wellenförmigen Kurven einen derartigen Schluß nicht sicher

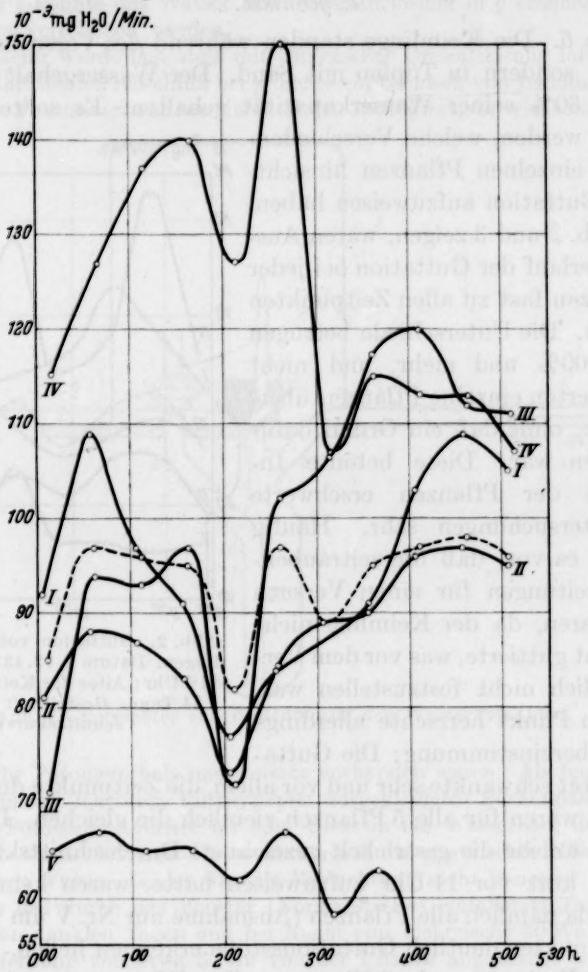


Abb. 3. Guttation von Maiskeimlingen. Datum 8. 12. 43; Zeit 24°°—5°° Uhr. Die gleichen Pflanzen wie in Abb. 2, nach Zugabe von Wasser zum Boden um 21°° Uhr. Gestrichelt = Durchschnittskurve.

zuließen. Es handelte sich um Durchschnittskurven, deren Maxima- und Minimazeiten ein Spiel des Zufalls sein konnten, zustande gekommen nicht durch Gleichschaltung des Rhythmus der Einzelpflanzen, sondern durch starke Unausgeglichenheit des Materials.

Versuch 16. Dieser sowie die nächsten Versuche wurden sämtlich mit dem Mikropotometer angestellt. Wie der Verlauf der Kurven in

Abb. 4 erkennen läßt, zeigten Wasseraufnahme und Guttation während des Versuchs fallende Tendenz. Die Abwärtsbewegung war von starken Schwankungen begleitet, die den Kurven wiederum einen wellenförmigen Verlauf erteilten. Die Maxima und Minima von Wasseraufnahme und Guttation fielen aber zeitlich nicht zusammen, sondern beide schienen gegeneinander verschoben zu sein. Deutlich war das aber nur bei dem unvermittelt starken Wasserverlust um 21^{30} Uhr zu bemerken,

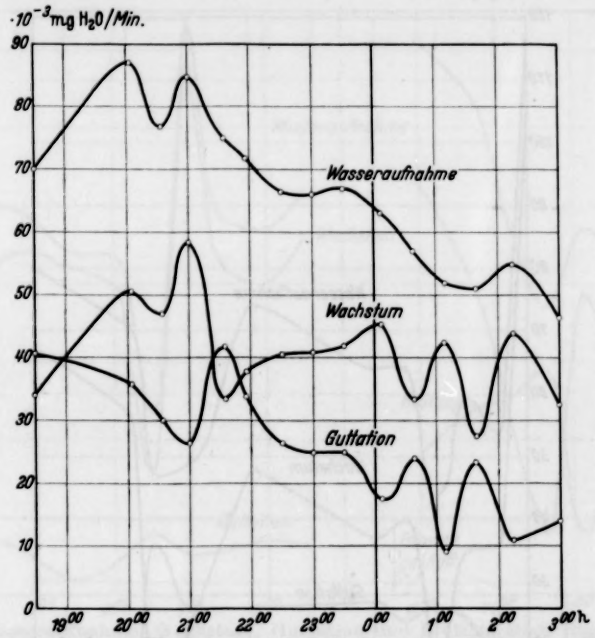


Abb. 4. Wasseraufnahme, Wachstum und Guttation eines Roggenkeimlings. Datum 1./2. 2. 44; Zeit 18^{00}—3^{00} Uhr; Temperatur im Wasserbad 24,5° C, im Zimmer 21° C; Alter des Keimlings 6 Tage. SHIVEsche Dreisalzlösung.

dem eine starke Beschleunigung der Wasseraufnahme zwischen 20 und 21 Uhr vorausging.

Auffallend war der Verlauf des Wachstums, wie er sich aus der Differenz zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser ergibt. Es sei noch bemerkt, daß wir auf Grund unserer Versuchsanstellung nur das Wachstum der aus dem Wasser ragenden Teile der Pflanze messen können, nicht dagegen das, was im Wasser steckt. Es zeigte sich nun, daß die Wachstumsintensität, über den gesamten Versuch betrachtet, kaum eine Änderung erfuhr, daß sie aber, über kürzere Zeitabschnitte gesehen, ebenso wie die Guttation starken Schwankungen unterworfen war. Auffallend ferner war die Tatsache, daß der Verlauf des Wachstums ein fast getreues Spiegelbild des Guttationsverlaufes darstellte. Einer Beschleunigung des Wachstums entsprach jedesmal eine

Verminderung der Guttation, und umgekehrt erfuhr bei Verlangsamung des Wachstums die Guttation eine Beschleunigung. Andererseits schien es, als ob das Wachstum mit der Wasseraufnahme konform ging, besonders in der Zeit von 20—21 Uhr.

Versuch 19. Wie die Kurven in Abb. 5 erkennen lassen, kann an dem inversen Verhalten von Wachstum und Guttation kaum noch ein

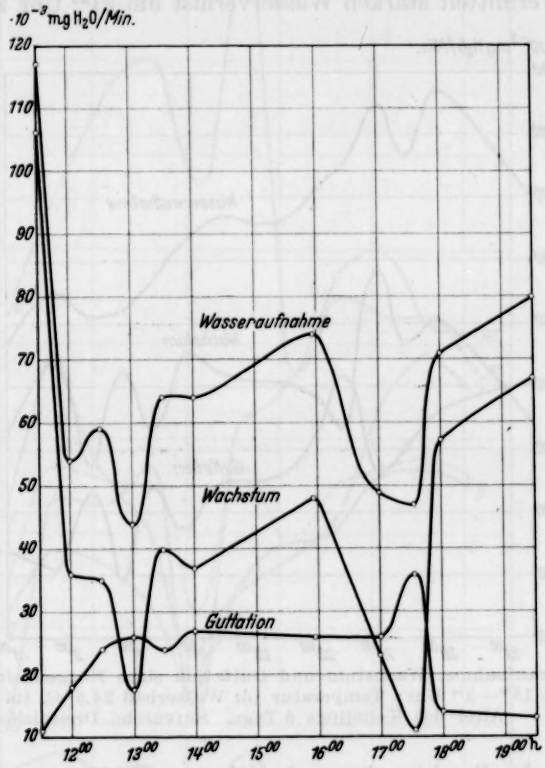


Abb. 5. Wasseraufnahme, Wachstum und Guttation eines Roggenkeimlings. Datum 11. 2. 44; Zeit 11^{30}—19^{30} Uhr; Temperatur im Wasserbad 20° C, im Zimmer 19—20° C. Alter des Keimlings 7 Tage. SHIVEsche Dreisalzlösung.

Zweifel bestehen. Ebenso sicher scheint aber die Parallelität des Verlaufs von Wachstum und Wasseraufnahme zu sein. Daraus ergibt sich, daß auch die Wasseraufnahme gegen die Guttation im gleichen Ausmaß verschoben ist wie das Wachstum, was im vorigen Versuch nicht so deutlich zum Ausdruck kam. Zeiten beschleunigten Wachstums fallen mit Zeiten starker Wasseraufnahme aber verlangsamter Guttation zusammen, und umgekehrt erfährt die Guttation eine Beschleunigung, wenn Wachstum und Wasseraufnahme nachlassen.

Der Steilabfall der Wasseraufnahmekurve gleich zu Beginn fiel in die Zeit des Übergangs von Transpiration zur Guttation. Die für das

Wachstum in diesem Bereich berechneten Zahlen haben infolgedessen nur geringen Wert, da die Transpiration noch nachwirkte.

Versuch 20. Obwohl der Keimling aus unersichtlichen Gründen nur schlecht guttierte und daher auch die Amplituden (Abb. 6) nur gering waren, bestätigte der Versuch das bisher beobachtete Tatsachenmaterial. Eigenartig war der plötzliche und sehr starke Impuls, den Wachstum

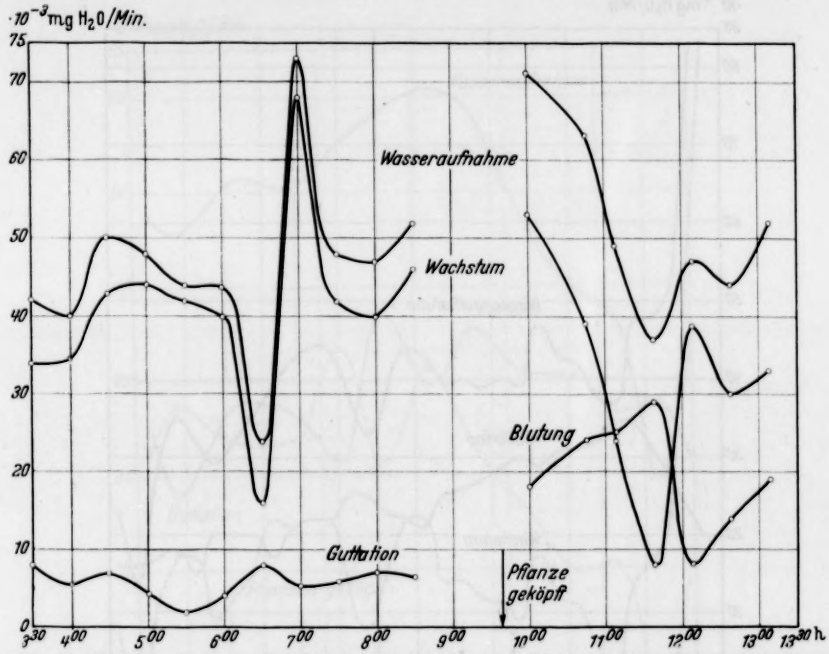


Abb. 6. Wasseraufnahme, Wachstum, Guttation und Blutung eines Roggenkeimlings. Datum 12. 2. 44; Zeit 3^{30}—13^{00} Uhr; Temperatur im Wasserbad 20° C, im Zimmer 19—20° C. Alter des Keimlings 8 Tage. SHIVEsche Dreisalzlösung.

und Wasseraufnahme zwischen 6 und 7 Uhr erfuhren. Derartig unvermittelte Reaktionen haben wir immer wieder beobachten können.

Bemerkenswert war ferner das Verhalten der Pflanze nach der Köpfung um 9^{40} Uhr. Der Stengelstumpf begann sofort kräftig zu bluten, und die hierbei beobachteten Wassermengen waren wesentlich größer als während der Guttation. Die Blutung erreichte um 11^{40} Uhr schließlich einen Wert, der die Guttation fast um das Fünffache übertraf. Während der gleichen Zeit erfuhren Wachstum und Wasseraufnahme eine sehr starke Verlangsamung. Nach 11^{40} Uhr verminderte sich die Blutungsintensität plötzlich wieder, während sich Wachstum und Wasseraufnahme gerade umgekehrt erholten. Es zeigt sich somit, daß auch die Rhythmik des Blutens im gleichen Sinne vom Wachstum beeinflußt wird, wie die der Guttation.

Versuch 29. Dieser Versuch erstreckte sich über einen beträchtlichen Zeitraum, so daß der Maßstab auf der Abszisse geändert werden mußte. Wachstums- und Wasseraufnahmekurven ließen in ihrem Verlauf mindestens 4 kräftige Stöße erkennen, die immer etwa $2^1/_2$ bis 3 Std auseinanderlagen (Abb. 7). Selbst die kleine Ausbuchtung beider Kurven um etwa 17 Uhr muß als ein solcher Stoß aufgefaßt werden.

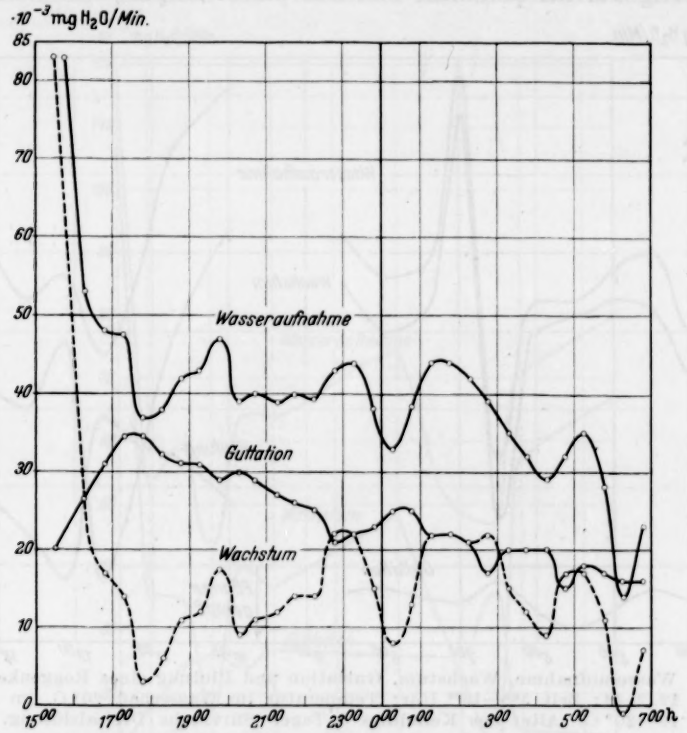


Abb. 7. Wasseraufnahme, Wachstum und Guttation eines Roggenkeimlings. Datum 22./23. 2. 44; Zeit 15^{30}—6^{45} Uhr; Temperatur im Wasserbad 20,5° C, im Zimmer 19—20° C. Alter des Keimlings 10 Tage. SHIVEsche Dreisalzlösung.

Die Guttation verlief dagegen ziemlich „ruhig", aber auch sie war nicht ohne Beziehung zum Wachstum. Sie ließ immer dann plötzlich ein wenig nach, wenn ein Wachstumsstoß erfolgte, und umgekehrt war sie immer dann ein wenig beschleunigt, wenn ein Wachstumsstoß abgeklungen war.

Der steile Abfall von Wachstum und Wasseraufnahme unmittelbar am Anfang ist wieder auf Nachwirkungen der voraufgegangenen Transpiration zurückzuführen.

Versuch 30. Bei diesem Versuch standen 2 Haferkeimlinge im Potometer. Die Kurve für die Wasseraufnahme (Abb. 8) bezieht sich somit

auf 2 Pflanzen. Die Guttation wurde dagegen für jede Pflanze getrennt ermittelt, durch Addition beider Werte ergab sich die Gesamtguttation.

Das Ergebnis war sehr aufschlußreich. Sowohl während der Guttation als auch während der Blutung nach 19^{45} Uhr verhielt sich das Wachstum wieder genau invers zur Wasserausscheidung. Jedem Wachstumsimpuls, selbst dem schwächsten, entsprach ein nach Zeitdauer und

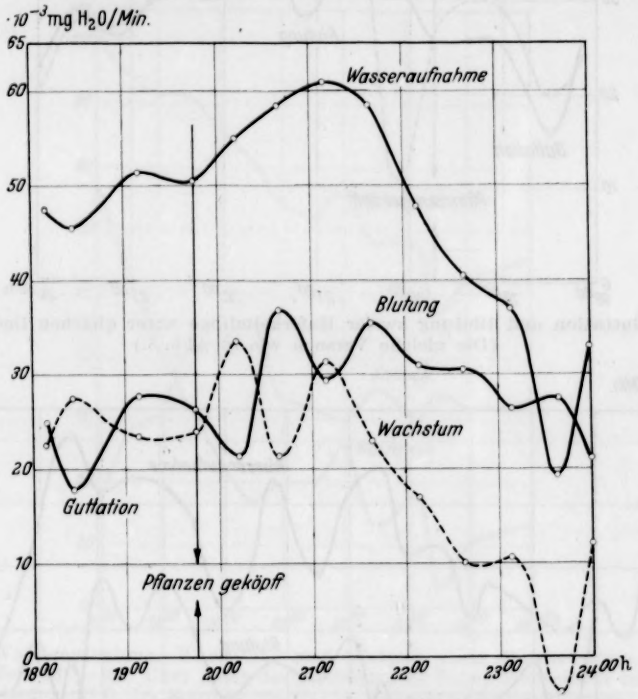


Abb. 8. Wasseraufnahme, Wachstum, Guttation und Blutung zweier Haferkeimlinge. Datum 24. 2. 44; Zeit 18^{10}—24^{00} Uhr; Alter der Keimlinge 11 Tage. Temperatur im Wasserbad 20,5° C, im Zimmer 20—21° C. SHIVEsche Dreisalzlösung. (Alle H_2O-Mengen durch 2 dividiert.)

Größe ähnlicher, aber entgegengesetzter Impuls der Wasserabgabe. Im Gegensatz zu den bisherigen Versuchen lief das Wachstum mit der Wasseraufnahme jetzt nur im letzten Drittel des Versuches parallel.

Der negative Wert für das Wachstum um 23^{40} Uhr ist darauf zurückzuführen, daß hier die Blutung stärker war als die Wasseraufnahme. Falls der Wert nicht auf einem Beobachtungsfehler beruht, ist diesem „negativen Wachstum" keine größere Bedeutung beizulegen, da es nur selten festgestellt wurde. Die Erscheinung würde besagen, daß vorher gestautes Wasser plötzlich in größeren Mengen ausgeschieden wird, so daß die Wasserbilanz vorübergehend negativ wird.

In Abb. 9 ist der Guttationsverlauf für jeden der beiden Keimlinge getrennt wiedergegeben. Es fällt auf, daß sich die Pflanzen fast

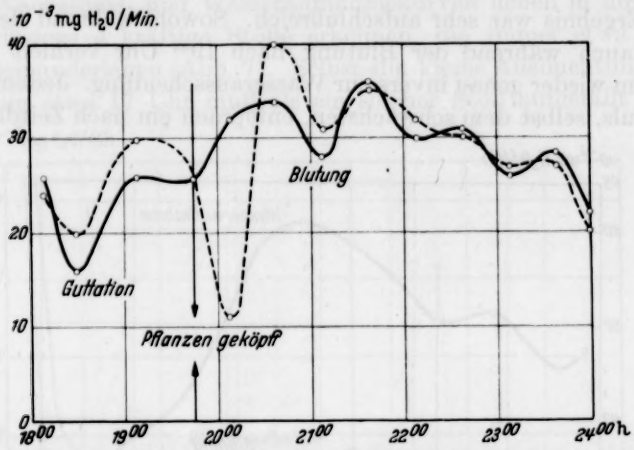


Abb. 9. Guttation und Blutung zweier Haferkeimlinge unter gleichen Bedingungen. (Der gleiche Versuch wie in Abb. 8.)

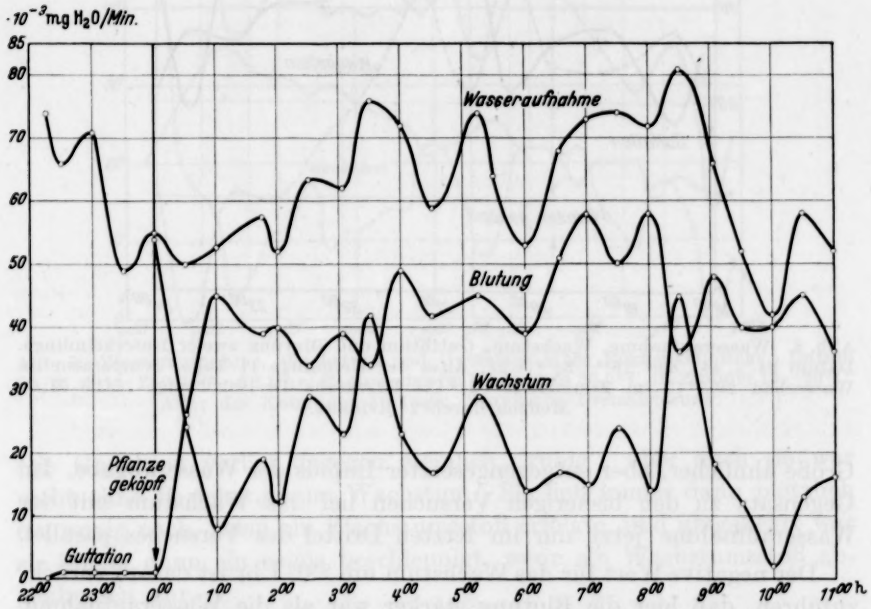


Abb. 10. Wasseraufnahme, Wachstum, Guttation und Blutung eines Roggenkeimlings. Datum 25./26. 2. 44; Zeit 22^{15}—11^{00} Uhr. Alter des Keimlings 7 Tage; Temperatur im Wasserbad 20,5° C, im Zimmer 20—21° C. SHIVEsche Dreisalzlösung.

völlig übereinstimmend verhielten. Guttierte bzw. blutete die eine Pflanze stärker, tat das zur gleichen Zeit auch die andere. Ließ anderer-

seits die Wasserausscheidung nach, so war das bei beiden der Fall. Von dieser Regel war nur eine Ausnahme zu verzeichnen. Für den Hafer läßt sich aus diesem Verhalten der gleiche Schluß ziehen wie für den Mais (s. Versuch 6), daß nämlich die Zeitpunkte der Guttationsstöße durch einen Faktor von außen her fixiert werden müssen.

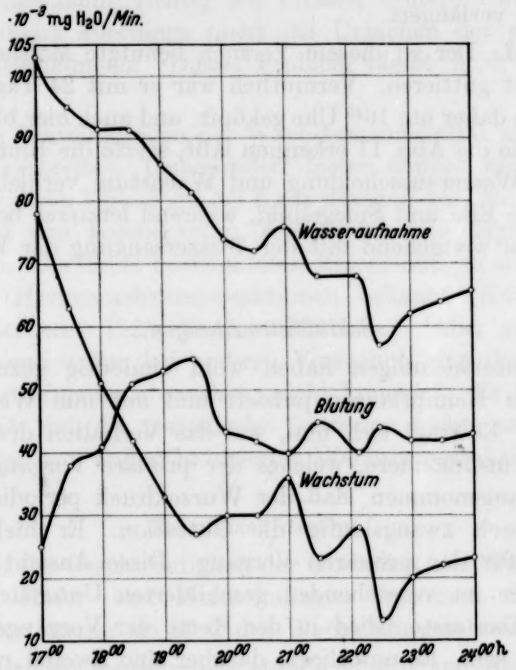


Abb. 11. Wasseraufnahme, Wachstum und Blutung eines Maiskeimlings. Datum 28. 2. 44; Zeit 16³⁰—24⁰⁰ Uhr; Alter des Keimlings 24 Tage; Temperatur im Wasserbad 21,5° C, im Zimmer 20—21° C. SHIVEsche Dreisalzlösung.

Versuch 31. Auch bei diesem Versuch kam die Guttation aus gänzlich unersichtlichen Gründen nicht in Gang. Da anzunehmen war, daß auch hier die Wasserausscheidung nach Köpfung der Pflanze sofort beginnen würde, wurde die Pflanze bis auf den im Lanolin steckenden Teil abgeschnitten.

Der Erfolg blieb in der Tat nicht aus (s. Abb. 10). Wie fast immer in solchem Falle, begann die Pflanze sogleich mit großer Aktivität zu bluten. Die Blutung nahm einen sehr „bewegten" Verlauf. Zahlreiche größere und kleinere Maxima und Minima wechselten in rascher Folge miteinander ab.

Bemerkenswert ist nun, daß auch Wachstum und Wasseraufnahme ganz ähnlichen, lebhaften Schwankungen unterworfen waren. Bis auf

einen Abschnitt im mittleren Teil der Kurven (4—7 Uhr) verlief das Wachstum wieder völlig invers zur Blutung, während es zur Wasseraufnahme parallel ging.

Wie auch sonst nach Köpfung der Pflanze, war der Stengelstumpf um ein deutlich wahrnehmbares Stück gewachsen. Er hatte sich um etwa 1,5 mm verlängert.

Versuch 33. Der zu diesem Versuch benutzte Maiskeimling wollte ebenfalls nicht guttieren. Vermutlich war er mit 24 Tagen bereits zu alt. Er wurde daher um 16^{45} Uhr geköpft, und auch hier blieb der Erfolg nicht aus. Wie die Abb. 11 erkennen läßt, setzte die Blutung sehr bald kräftig ein. Wasserausscheidung und Wachstum verhielten sich auch beim Mais wie Bild und Spiegelbild, während letzteres bezüglich seiner Schwankungen weitgehend mit der Wassersaugung der Wurzeln übereinstimmte.

Schlußbetrachtungen.

Unsere Untersuchungen haben wohl eindeutig gezeigt, daß das Wachstum der Keimpflanzen pulsiert und mit ihm Wasseraufnahme und -abgabe. Es fragt sich nun, wie das Verhalten der Pflanzen zu erklären und insbesondere, welches der primäre Vorgang ist. ENGEL (1943) hatte angenommen, daß der Wurzeldruck periodisch schwankt und damit auch zwangsläufig die Guttation. Er hielt somit den Wurzeldruck für den primären Vorgang. Diese Ansicht scheint aber auf Grund der im vorstehenden geschilderten Untersuchungen nicht zuzutreffen. Das erste Glied in der Kette der Vorgänge scheint das Wachstum zu sein. Es unterliegt, darüber sind Zweifel nicht möglich, rhythmischen Schwankungen, und diese übertragen sich auf Wasseraufnahme und -abgabe, wobei es einerlei ist, ob die Pflanzen guttieren oder bluten.

Sollte diese Auffassung zutreffen, können wir uns den Zusammenhang der Dinge folgendermaßen vorstellen: Durch die rhythmischen Schwankungen des Wachstums wird ein rhythmisch steigender und fallender Sog ausgeübt, vergleichbar etwa mit dem Sog einer Pumpe. Dieser Sog zapft den in den jungen Gefäßen fließenden, durch den Wurzeldruck emporgedrückten Wasserstrom periodisch an und veranlaßt auch die Wurzeln zu erhöhter Wasseraufnahme. Dadurch würden die zeitlich übereinstimmenden Impulse von Wachstum und Wasseraufnahme eine hinreichende Erklärung finden. Der Wurzeldruck kann dabei konstant bleiben.

Die Anzapfung der „Wasserleitung" hat aber zur Folge, daß der Wasserdruck über den Wachstumszonen, an den guttierenden

Blattspitzen und blutenden Schnittflächen, sinkt. Guttation und Blutung müssen daher im Augenblick der Wachstumsimpulse, die zu einer erhöhten Wassereinlagerung in die sich streckenden Zellen führen, regelmäßig an Intensität verlieren, was auch tatsächlich fast immer der Fall war.

Ob diese Auffassung richtig ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Sie erklärt allerdings nicht die Ursachen der rhythmischen Wachstumsschwankungen. Dieses Problem bleibt nach wie vor bestehen.

Periodische Schwankungen der Wachstumsintensität sind im Pflanzenreich weit verbreitet. Insbesondere treten ähnlich kurzfristige Impulse wie in unseren Versuchen bei Keimpflanzen auf, die einem plötzlichen Wechsel von Beleuchtung, Temperatur oder Hydratur unterworfen werden. Die dabei beobachteten Erscheinungen sind als Licht-, Thermo- und Hydrowachstumsreaktionen bekannt (Koningsberger 1922, Silberschmidt 1925, Erman 1926 u. a.). Aber gerade die genannten Faktoren waren bei unseren Versuchen, von der Temperatur im Bereich der Wurzeln abgesehen, nicht konstant. Es besteht somit die Möglichkeit, daß die periodische Guttation nichts anderes als die Folge derartiger von außen induzierter Wachstumsreaktionen war.

Zusammenfassung.

1. Es wurde die Geschwindigkeit der Guttation und Wasseraufnahme von Roggen-, Hafer- und Maiskeimlingen bestimmt. Die Differenz zwischen beiden diente als Maß der Wachstumsgeschwindigkeit.

2. Alle 3 Größen waren einem ständigen Auf und Ab unterworfen.

3. Während die Zeitpunkte der Maxima (und auch der Minima) von Wachstum und Wasseraufnahme im allgemeinen zusammenfielen, zeigten die Guttationsimpulse eine deutliche Verlagerung gegen diese. Sie machten sich meistens dann bemerkbar, wenn Wachstum und Wasseraufnahme eine Abschwächung erfuhren, und umgekehrt klangen die Guttationsstöße ab, wenn letztere eine Aktivierung zeigten.

4. Damit war erwiesen, daß das periodische Auf und Ab der Guttation mit rhythmischen Veränderungen der Wachstumsintensität im Zusammenhang steht.

5. Die Natur der rhythmischen Wachstumsschwankungen blieb allerdings ungeklärt. Da die Umweltbedingungen für die aus dem Wasser des Potometers ragenden Teile der Keimpflanzen nicht konstant waren, besteht die Möglichkeit, daß wir es mit Thermo-, Photo- oder gar Hydrowachstumsreaktionen zu tun hatten.

Literatur.

Bünning, E.: Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen, S. 48 u. 49. Berlin: Springer 1939. — Cholodny, N.: Über das Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels im Zusammenhang mit der Frage nach der hormonalen Natur der Tropismen. Planta (Berl.) **7**, 702 (1929). — Engel, H.: Periodische Guttation. Ber. dtsch. bot. Ges. **61**, 291 (1943). — Erman, C.: Thermowachstumsreaktionen bei den Koleoptilen von *Avena sativa*. Ber. dtsch. bot. Ges. **44**, 432 (1926). — Koningsberger, V. J.: Tropismus und Wachstum. Rec. Trav. bot. néerl. **19**, 1 (1922). — Silberschmidt, K.: Untersuchungen über Thermowachstumsreaktionen. Ber. dtsch. bot. Ges. **43**, 475 (1925).

Prof. Dr. Horst Engel, Hamburg 36, Jungiusstr. 6,
Staatsinstitut für allgemeine Botanik.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. **Die Abbildungsvorlagen sind getrennt vom Text und die Unterschriften auf besonderem Blatt einzuliefern.** Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und sprachlich gut geschrieben sein. Überflüssige Fremdworte sind zu vermeiden. Verfassernamen sind mit großen Buchstaben zu schreiben oder gerade zu unterstreichen, lateinische Pflanzen- und Tiernamen sind gewellt zu unterstreichen. *Literaturhinweise* sind nicht durch Anmerkungen unter dem Text, sondern in diesem mit dem Namen des Verfassers, der Nummer der Arbeit im Literaturverzeichnis oder der Jahreszahl des Erscheinens und der Seitenzahl anzuführen (also z. B. MUELLER 1931, S. 608). Am Schluß der Arbeit sind die angeführten Veröffentlichungen in einem Literaturverzeichnis alphabetisch nach Verfassernamen geordnet, zusammenzustellen, wobei Zeitschriftenaufsätze mit Titel, Angabe von Band, Jahreszahl und Seite, Bücher mit Titel, Verlagsort und Jahreszahl anzuführen sind. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Ergebnisse gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Verfasser in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

---

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Chemische Spektralanalyse

Eine Anleitung zur Erlernung und Ausführung von Spektralanalysen im chemischen Laboratorium

Von

Professor Dr. **W. Seith** und Dr. **K. Ruthardt**

Buldern über Dülmen · Hanau

Vierte, verbesserte Auflage

Mit 106 Abbildungen im Text und einer Tafel. VII, 173 Seiten. DMark 16.50

(Anleitungen für die chemische Laboratoriumspraxis. Begründet von Professor Dr. E. Zintl †. Herausgegeben von Professor Dr. R. Brill. Band I)

Inhaltsverzeichnis:

Einleitung. — **I. Allgemeine Grundlagen.** Lichtanregung. Spektralapparat. Zur Theorie der Spektrographie. Entstehung der Spektren. — **II. Qualitative Analyse.** Aufgabe 1: Analyse in der Bunsenflamme. Aufgabe 2: Spektren der Gase. Aufgabe 3: Photographische Aufnahme eines Spektrums. Aufgabe 4: Aufnahmeverfahren und Anregungsarten. Aufgabe 5: Bestimmung der Wellenlänge und Aufstellung einer Dispersionskurve. Aufgabe 6: Spektren und periodisches System. Aufgabe 7: Qualitative Analyse. Aufgabe 8: Das Arbeiten mit dem Projektor. Aufgabe 9: Koinzidenz und Reinheitsprüfung. — **III. Quantitative Analyse.** Aufgabe 10: Übersichtsanalyse. Aufgabe 11: Abhängigkeit des Spektrums von den Entladungsbedingungen. Aufgabe 12: Quantitative Analyse nach der Methode der homologen Linienpaare. Aufgabe 13: Photometrieren eines Spektrums. Aufgabe 14: Die photographische Platte. Aufgabe 15: Analyse durch Schwärzungsvergleich. Aufgabe 16: Drei- und Zweilinienverfahren. Aufgabe 17: Analyse durch Intensitätsvergleich. Aufgabe 18: Der Seidelsche Schwärzungswert und die Berücksichtigung des Untergrundes. Aufgabe 19: Das Rechenbrett. Aufgabe 20: Die serienmäßige Ausführung von Spektralanalysen. Aufgabe 21: Herstellung von Testlegierungen. Aufgabe 22: Quantitative Spektralanalyse mit dem visuellen Spektralphotometer. — **IV. Verfahren für besondere Zwecke.** Aufgabe 23: Erhitzungsanalyse. Aufgabe 24: Analyse von Salzen und festen, nichtmetallischen Proben. Aufgabe 25: Lokalanalyse. Aufgabe 26: Zerstörungsfreie Materialprüfung. Analyse von Hartmetallwerkzeugen mit Hilfe von homologen Linienpaaren. Aufgabe 27: Der Niederspannungsfunke. Aufgabe 28: Analyse von Lösungen. Aufgabe 29: Der Lundegårdh-Brenner und die Kaliumanalyse nach Schuhknecht-Waibel. Aufgabe 30: Absorptionsspektren. Aufgabe 31: Absorptionsspektren von Gasen. — Verzeichnis einiger Bücher und Tabellen. — Spezialausdrücke zur Spektralanalyse. — Sachverzeichnis.

Als weitere Bände der Sammlung sind erschienen:

Band II:

Kolorimetrie und Spektralphotometrie

Eine Anleitung zur Ausführung von Absorptions-, Fluoreszenz- und Trübungsmessungen an Lösungen. Von **Gustav Kortüm.** Zweite, verbesserte Auflage. Mit 97 Abbildungen im Text. VI, 236 Seiten. 1948. DMark 16.50

Inhaltsübersicht:

Allgemeine Grundlagen: Einleitung und Begrenzung des Stoffes — Absolute und relative Messungen — Das Lambert-Beersche Gesetz und sein Geltungsbereich — Meßtechnische Grundbegriffe — Allgemeine Fehlerquellen — Einteilung der Methoden nach ihrem Meßprinzip. — **Visuelle Methoden:** Fehlerdiskussion — Subjektive Kolorimetrie — Subjektive Spektralphotometrie — Fluoreszenzmessungen (Fluorometrie) — Streuungs- und Trübungsmessungen (Nephelometrie). — **Lichtelektrische Methoden:** Photozellen und ihre für photometrische Messungen wichtigsten Eigenschaften — Fehlerdiskussion — Verschiedene Meßverfahren — Objektive Kolorimetrie — Objektive Spektralphotometrie — Lichtelektrische Titrationen. — **Spektrographische Methoden:** Meßprinzip und Fehlerdiskussion — Verschiedene Meßverfahren — Einzelheiten zur Aufnahmetechnik — Auswertung der Platten — Allgemeine Gesichtspunkte bei der Aufnahme von Absorptionskurven und graphische Darstellung der Spektren — Fluoreszenzspektren. — **Die Auswahl der Methode nach dem Zweck der Untersuchung (Anwendungsbeispiele):** Untersuchungen über die Konstitution des Nitrat-, Nitrit- und Pernitrit-Ions — Die Konstitutionsbestimmung des Vitamins A — Tautomeriegleichgewichte — Die Konstitution des Chinhydrons in wässeriger Lösung — Das Assoziationsgleichgewicht des Phenols in CCl_4-Lösung — Optische PH-Messungen — Bestimmung der Dissoziationskonstanten von Indikatorsäuren und -basen — Fluoreszenzauslöschung — Die analytische Bestimmung des Eisens — Die Definition der Meßbedingungen bei hohen Genauigkeitsansprüchen. — **Neuere zusammenfassende Darstellungen aus gleichen und verwandten Gebieten.** — Sachverzeichnis.

Band IV:

Polarographisches Praktikum

Von Professor **J. Heyrovský**

Mit 90 Abbildungen im Text. VI, 118 Seiten. 1948. DMark 8.40

Inhaltsübersicht:

Meßanordnungen: Einleitung. — Einfachste Anordnung — Anordnung mit dem Spiegelgalvanometer — Die Elektrolysengefäße — Entfernen des Luftsauerstoffs — Bestimmung der Depolarisationsspannung und der Halbstufenpotentiale — Bedeutung des Zusatzelektrolyts — Durchführen der polarometrischen Titrationen — Der Polarograph und Vorrichtungen — Polarographen mit Tintenschreiber — Schutz vor Quecksilbervergiftungen — Prüfung der Apparatur — Die Ursachen von Störungen des Kurvenverlaufs. — **Polarographische Bestimmungen:** Die Lösung mit Luftsauerstoff wird offen im Becher untersucht — Luftsauerstoff wird in offenem Becher durch CO_2 entfernt — Die Lösung befindet sich im offenen Becher mit Zusatz von NA_2SO_3 — Die Lösung wird nach Durchleiten von Stickstoff oder Wasserstoff unter Luftabschluß untersucht — Mikroanalytische Untersuchungen — Unterdrücken der Maxima — Analyse einer Lösung von unbekannter Zusammensetzung — Oszillographische Potential-Zeit-Kurven — Tabellen der wichtigsten Depolarisationspotentiale — Verzeichnis der für das Praktikum erforderlichen Reagenzien und der sonstigen Laboratoriumsgeräte. — Literaturangaben — Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin • Göttingen • Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany.